

キボシカミキリ, *Psacotha hilaris* (PASCOE) の
配偶行動に関する行動・化学生態学的研究

深谷 緑

①

学 位 論 文

キボシカミキリ, Psacotha hilaris (PASCOE)の
配偶行動に関する行動・化学生態学的研究

Ethology and chemical ecology of the reproductive
systems of the yellow spotted longicorn beetle,
Psacotha hilaris (PASCOE)

深 谷 緑

東京大学農学部



The yellow-spotted longicorn beetle, *Psacotha hilaris* on a host plant.

目 次

頁

序 章	1
第1章 雄の配偶行動連鎖を制御する要因	4
1節 雄の配偶行動の連鎖	4
2節 雄配偶行動における感覚器の機能	9
3節 日齢及び後食の配偶行動への影響	14
第2章 性フェロモンの存在	21
1節 雄の配偶行動解発要因	23
2節 雌雄の抽出物の活性とその生物検定法	30
3節 抽出物の薬量とフェロモン活性	37
第3章 非化学的要因の配偶行動への影響	44
第4章 性フェロモンの分離・同定	67
第5章 雌雄の相互関係	97
1節 配偶行動の日周変化	97
2節 雌雄の大きさと配偶戦略	106
総合考察	124
要約	130
謝辞	135
引用文献	136

序 章

キボシカミキリ *Psacotha hilaris* (PASCHE)(Coleoptera: Cerambycidae) は、クワ、イチジク、ガジュマル、イヌビワなどクワ科樹木を寄主とし(小島・中村, 1986)、アジア東部のみに分布する。本種は地域変異に富み、成虫の斑紋や発生期には東西で顕著な差がある(伊庭, 1980; 伊庭ら, 1976)。また台湾や南西諸島さらに中国大陆の個体群と日本各地の個体群の形態比較に基づく生物地理学的研究も行われ、日本の個体群の由来が議論されている(横原, 1986)。

本種も他のカミキリ類と同様に幼虫は穿孔性で木部内部を加害する難防除害虫であり、採桑技術の改善や休耕桑園の増加等のために近年分布が急速に拡大し、九州南部から東北部に至る広い地域の桑園の荒廃の一原因となっている。殺虫剤による防除は桑葉の蜜への給餌を考慮すると、他の一般農作物に比較して極力制限せざるえない。最近、カイコには無害で本種だけを攻撃する糸状菌 *Beauveria tenella* (石々川ら, 1988; 河上・島根, 1986) や殺虫性線虫 *Steinernema feltiae* を利用した生物的防除法の確立が試みられているが、今日に至るまで効果的な防除法は確立されていない。

本種に関しては、幼虫发育(江森, 1976b, 1979; 伊庭, 1982a)、性成熟と産卵(伊庭, 1982b, 1985)、あるいは寄主植物と加害習性(江森, 1976a, 1978; 伊庭, 1976, 1979)、寄主植物による誘引(横井・吉井, 1984, 1985, 1987)、さらに地理的変異のアイソザイムによる解析(SHINTANI et al., 1992)などの報告があり、血清タンパクに関する研究(太田ら, 1991)、触角感覚器の形態学的研究(DAI & HONDA, 1990)などもなされている。一方配偶行動の解析は近年始められたばかりであり、基礎的な行動解析がなされ、雄の精子置換など興味深い報告

がされている(横井, 1989; YOKOI, 1990)ものの、配偶行動に関与する様々な要因の解明は緒についたばかりと言える。

一般に昆虫の配偶行動は異性との遭遇、認知そして交尾の一連の行動から構成され、さらにこれらの行動は、種々の刺激要因によって解発あるいは支配される(THORNHILL & ALCOCK, 1983、湯嶋, 1976)。これらの要因としては化学刺激(フェロモン)ばかりでなく視覚刺激や物理刺激等がある。カミキリ類で、多くの鱗翅目と同様に誘引性の性フェロモンが雌雄の出会いに機能している例は、マツノマダラカミキリ(FAUZIAH et al., 1987)、ベニカミキリ(FAUZIAH et al., 1988)、スギカミキリ(FAUZIAH et al., 1992)、トラカミキリ類(IWABUCHI, 1982, 1985; IWABUCHI et al., 1986, 1987; KUWAHARA et al., 1987; SAKAI et al., 1984)で知られている。一方、ごく近距離(数mm以内)で作用するフェロモン(DOPPELLEITER, 1979)や、接触性フェロモン(阿久津, 1985; 阿久津・窪木, 1983a,b; KUBOKI, et al., 1981)により異性の認知がなされる種もある。さらに寄主植物上で雄が雌を待ち伏せる種(阿久津・窪木, 1981)やマーキングフェロモンにより雌雄の遭遇頻度を高める種(GALFORD, 1977)も知られている。これまでにフェロモンが配偶行動解発の鍵刺激になっている種においても化学的分析がなされている例は少なく、同定がなされた種はトラカミキリの類のみであったが、近年他種についてもフェロモンの分析が進められつつある(KIM et al., 1991; 金ら, 1991)。

カミキリ類の配偶行動の観察による行動解析は古くはLINSLEY(1959)、MICHELSEN(1963, 1966a,b)に見ることができるが、行動を制御する要因に関する実験的解析は、上述の例を含めても他の科の昆虫に比較して少ない。この原因の一つとして幼虫期間が長く、かつ飼育が困難であることが挙げられる。この点でキボシカミキリはすでに人工飼料による室内大量飼育法(江森, 1978,

河上・島根, 1985; 島根・河上, 1991)が確立されており、また数ヶ月に渡る成虫の寿命と、その間に雌雄ともに多回交尾を行うなど、実験材料としての条件に恵まれている。

本研究では特にキボシカミキリの雄の雌認知と配偶行動の解発・制御に関与する諸要因を解析した。まず雄配偶行動の連鎖を踏まえた上で、雄行動の解発には性フェロモンが介在することを証明し、そのフェロモンの受容に関する感覚生理学的検討を行い、さらにフェロモン活性物質の精製・分析を行った。次に雄の配偶行動は雌の持つ形態などの物理刺激要因によっても制御される事を示した。最後に雌雄の行動の日周期性、体の大きさにより生ずる配偶行動の差異を明らかにし、配偶行動における雌雄の相互関係、戦略を考察した。

第1章 雄の配偶行動を制御する要因

1節 雄の配偶行動の連鎖

配偶行動を制御する諸要因を解明するためには、配偶行動の連鎖を踏まえることが必要と考えられる。本節では本種の配偶行動を特に雄に着目して観察、解析した。

材料及び方法

供試昆虫

実験に使用したキボシカミキリ成虫は、埼玉県及び東京都下の桑園で採集した成虫より採卵し、以下に述べる方法で室内累代飼育して得た。飼育条件は $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ 、15L9D（7:00点灯、21:00消燈）、点灯時照度2000-1500Luxであった。とくに断わりのない限り、全ての実験、観察はこの条件下で行った。

採卵基材としては、春から秋には巻いた桑葉（2枚の桑葉を重ね折りにして、さらに堅く巻いたもの：以下巻桑）、冬には桑枝（乾燥を防ぐため切口両端を湿った脱脂綿とサランラップで包んだ直径2.5cm、長さ20cmの枝）をそれぞれ用いた。既交尾の雌雄成虫5-10匹と充分量の産卵基材をプラスチック容器に収容し産卵させ、4-5日後に基材を取り出し、桑葉間隙あるいは樹皮下に産み付けられた卵を集めた。このようにして得た卵は採卵日毎にシャーレ（直径9cm×深さ1.5cm）内の、水で湿らせた濾紙上に置き孵化させた。幼虫は共食いの習性があるので、孵化後すみやかに、人工飼料（クロレラ配合原種稚蟹用飼料：日本クロレラ）中に個別接種した。幼虫を人工飼料塊（2cm×2cm×1cm）の表面に

ピンセットで作った浅い小穴の中に入れ、この飼料を幼虫接種面が下になるようにシャーレ内に置いた。飼料は幼虫の発育をみながら、若齢期ではおよそ1週間毎、また終齢期では4~5日毎に補充・交換した。蛹はシャーレ内でそのまま羽化させたが、一部は、約10°Cの冷蔵庫に保存し、必要時に随時取出して羽化させた。なお、この冷蔵保存蛹の羽化率、羽化後の成虫の行動あるいは寿命と未処理の蛹のそれとの間に差は認められなかった。

飼育成虫及び野外成虫は、採卵時を除いて、全て個体別に透明プラスチック容器(直径8cm×深さ4.5cm)で巻桑(春~秋)あるいは人工飼料(冬)を与えて飼育した。餌は1週間に1度交換した。また、この個別飼育の際に巻桑内に産卵された卵も上述の方法で孵化させ、飼育した。

配偶行動の観察と解析

とくに断わらない限り、各実験に用いた成虫は雌雄ともに羽化後2週間以上2ヶ月以内の飼育した成熟成虫である。一方、日齢の配偶行動に及ぼす影響は、羽化直後から雌あるいは雄に成熟した雄あるいは雌をそれぞれ毎日1回与えて調べた。全ての実験に先立ち雌雄ともに正常な配偶行動を示すことを確認してから実験に供した。行動の観察は既に述べた条件の恒温室で、成虫を直径12cmの濾紙の上に放ち、さらに透明プラスチックカップ(直径12cm×深さ6.2cm)を伏せて行った。行動の観察は1つの設定条件で1回当たり5分間とし、原則として異なる雄または雌個体を用いて反復した。なお、観察は消灯前3時間から消灯までの間に行った。

結果及び考察

本研究では雄の行動解析を主目的としたので、特に雄に着目して延べ60組の配偶行動を室内で観察した。行動連鎖図(Fig. 1-1)に示したように、最も典型的な雄の行動タイプの推移は、まず触角で雌の体(多くは鞘翅)に触れ雌に駆け寄る(Dash: DA)、雌を捕捉し抱え込む(Holding: HD)、雌の鞘翅あるいは前胸背板に口鬚(小顎鬚と下唇鬚)を振わせながら触れる(Licking: LK)、体軸の方向を雌と一致させ、前脚と中脚で雌の体を把握する(Mounting: MT)、さらにLKを行い、雌の腹部末端に向かって自分の腹部を曲げて接触(腹曲げ: Abdominal bending: AB)し、交尾(Copulation)に至る、という順序であり、最も頻度が高かった。雄は触角で雌に触れないかぎり積極的に雌に近づく行動は示さなかったが、触角での接触を経ずに脚の関節(多くは前脚の関節)が雌の体に触れたときにも雄は直ちに雌にHDを行い、この行動から一連の配偶行動が始まる例も60例中14例あった。またHD姿勢から雌に体軸方向を一致させ、前脚のみで雌を抱えた姿勢(Half mounting)をとりながらしばらく静止したり、雌の歩行につれてタンデム歩行する雄もあった。Half mounting後、多くの雄はMTに推移した。なお、ABの前にも必ずLKがあり、雌が動きだしたときや雄に振動など人為的刺激を与えた時にLkが観察された。また、このような一連の行動推移の各段階の間で雌から離れてゆく雄もあったが、60頭の雄のうち最終的にABに至った個体は48頭であった。なお以下に言及するキボシカミキリ以外の種には上述の略語は適用しない。

触角で雌に触れたとき即座に雌を抱え込む行動は、キボシカミキリと同じフトカミキリ亜科のセンノカミキリ *Acalolepta luxuriosa* (阿久津, 1985)や、ハナカミキリ亜科のカクムネヒメハナカミキリ *Pidonia bouvieri* と類似してい

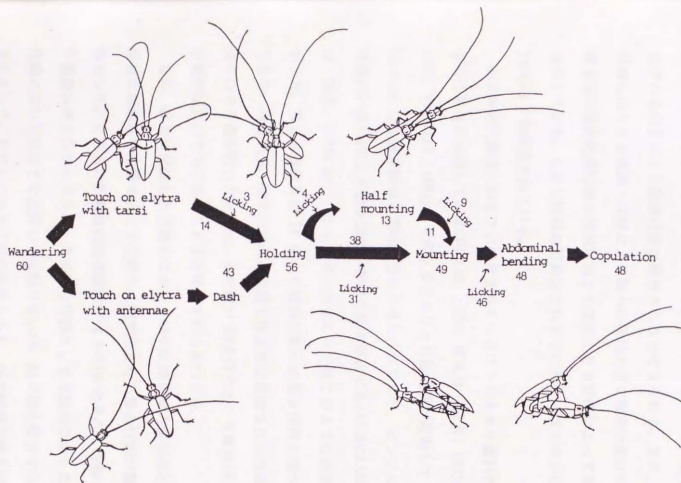


Fig. 1-1. Sequence of the male mating behavior of *Psacotheta hilaris*. Each numeral indicates the number of male exhibiting the behavior in 60 observations. (FUKAYA & HONDA, 1992)

た(窪木, 1987)。これらではいずれも視覚や誘引性のフェロモンは配偶行動解発に不可欠ではないと考えられている。キボシカミキリも、接触して初めて感知される刺激により配偶行動が解発されると考えられる。また、本種は触角で接触しなくとも前節・口顎による雌への接触の後に配偶行動が解発され、この事実は本種の配偶行動が触角以外でも受容できる要因によって解発されることを示している。しかし同様の行動はこれまでにセンノカミキリ(阿久津・窪木, 1981)等でも報告されている。

HD以降の行動はこれまでに報告されているフトカミキリ亜科およびカミキリ亜科の数種に共通している(阿久津, 1985; 阿久津・窪木, 1983b; FAUZIAH, 1987; IWABUCHI, 1982)。キボシカミキリと行動連鎖が類似している他種では Licking には雌を育める意味があると考えられており、センノカミキリでは雌は雄の Licking により雄を認知し排除行動を停止する(MICHELSEN, 1966a; 阿久津・窪木, 1983a,b)。しかしキボシカミキリではこのような現象は観察されなかった。むしろ雄自身が LK により配偶行動に必要な情報を雌から受容するのであり、AB直前や、HDまたはMTの状態で休止中に振動などの外部刺激が雄に与えられたり雌が動いたときに、必ず雄が LK を行うという事実は、雄によるLKが雌の確認のためであることを示唆しているといえる。

なお、以上に記述した行動のほかに、AB中に雄が雌の腹側部を左右の中脚を交互に前後させて擦るような行動や、触角を左右に振る行動が観察される場合もあった。これらの行動は行動連鎖図(Fig. 1-1)に含まれる行動と平行して起こり頻度は高くなかったため、典型的な行動としては扱わなかった。また、雌の行動についてはここでは詳しくは触れないが、雌が雄を拒否する行動をとることもあった。ただしこれは容器の制約もあり、雄の配偶行動をほとんど阻止しなかった。この拒否行動については第5章でとりあげる。

2 節 雄配偶行動における感覚器の機能

雄による雌認知に関する感覚器の機能を調べるため、感覚器官を単独または種々の組み合わせで化学的あるいは外科的に処理して感覚情報を遮断した雄に無処理の雌を与え、雄の行動を観察し、解析した。

材料及び方法

供試成虫は第1節に述べた方法で準備した。予め雄は雌に対し正常な配偶行動をとること、また逆に雌は雄の配偶行動を解発することを確認したのちに使用した。これらの個体は交尾直前に雌と引き離し、未交尾の状態を保った。

雄は-20℃下に約3分間おき、さらに処理終了まで碎氷で冷やして麻酔した。雄の触角、跗節の処理はガラス管に詰めた6N-塩酸(0.01%のTRITON-X100添加)中に処理対象の器官を30秒間浸漬し、さらに水洗することによって行った。口鬚(下唇鬚、小頭鬚)は実体顕微鏡下で基部からピンセットと鋭利なハサミを用いて切除処理した。

観察時間は5分とし、第1節同様、濾紙上に正常な成熟雌と感覚器を処理された雄を各1頭載せ、プラスチックカップをかぶせて行動を観察した。

なお、雌雄双方の静止などの理由で観察時間中に雌雄が互いに遭遇しない場合は観察数に含めなかった。

結果及び考察

第1章1節の行動観察の結果から、雄が雌を認知して配偶行動を解発するときには触角または脚の跗節からなんらかの刺激を受容していると考えられた。そこで感覚器官の存在する触角、口鬚(小顎鬚・下唇鬚)および跗節を外科的または化学的方法で処理し感覚機能を遮断して、雄の雌認知に必要な感覚刺激と感覚器の役割を調べた(Table 1-1: なお、Table 1-1 においては触角処理をA、跗節処理をT、口鬚処理をPで表す)

触角の全節を処理された雄(A, A+T, A+P, A+T+P)は、いずれもDSが完全に消失したが、跗節あるいは口鬚のどちらか一方あるいは両方が無処理であれば(A, A+T, A+P), HD以降の一連の雄行動は解発された。ただし跗節処理(A+T)雄では、各反応率は触角のみ処理(A)の雄の場合より低くなり、触角処理(A)では60%であったAB率は、触角-跗節処理(A+T)では30%に低下した。

一方、口鬚処理(P)を単独で受けた雄の反応率はDS、HD、LK、MT、ABともに高く(90~70%)、無処理(対照区)の雄(100~70%)と大きな差はなかった。なお、口鬚がなくとも雄は口器を雌に近づけて震わせLKに類似した行動をとるためこれはLKとして表示した。

跗節単独処理(T)をうけた雄の場合、DSは高かった(88%)が、HD以降ABにいたる行動は無処理よりも低くなった(53~29%)。なお跗節処理された雄は、口鬚で雌の体に接触しないかぎりHDを行うことがなかった。

また、触角が無処理で、跗節と口鬚を同時に処理された雄(T+P)は触角で雌に触れるたびにDSとHDの試みを反復した。しかし雌の体の上に乗り上げたのち、雌背面上で定位できずに旋回し、結局雌を抱え込むことができないためMT、ABともに皆無となった。

Table 1-1. Influence of blocking male sensory organs on the mating responses in *P. hiliaris*.

Organs treated	No. tests	Male responses ^a (%)						
		DS	HD	LK	MT	PZ	AB	NR
Antennae 6-11 seg. ^b	9	78	78	56	56	0	56	0
Antennae 3-11 seg. (A) ^b	10	0	80	70	60	0	60	20
All tarsi (T) ^b	17	88	41	53	29	12	36	12
Max. and Lab. palpi (P) ^c	10	90	80	70 ^d	70	0	70	0
A + T	10	0	40	50 ^d	20	0	30	50
T + P	12	92	25	50 ^d	0	67	0	8
A + P	10	0	70	60 ^d	60	10	60	20
A + T + P	10	0	0	0	0	0	0	100
Intact (control)	10	90	100	70	80	0	70	0

^a DS: Dash, HD: Holding, LK: Licking, MT: Mounting, PZ: Puzzling,

AB: Abdominal bending, NR: No response.

^b Treated with 6N-HCl.

^c Ectomized.

^d Males showed behavior similar to licking.

(FUKAYA & HONDA, 1992)

これらの3器官をすべて処理された雄(A+T+P)ではDS~ABの全ての配偶行動が起こらなかった。

以上、感覚器処理は雄の配偶行動に影響を与えることが明らかになり、各感覚器によって受容される情報が雄の配偶行動に果たす役割が示唆された。

雌にすばやく駆け寄る行動(Dash: DS)は、触角の感覚遮断により完全に消失すること、また他の器官からの刺激受容が遮断の有無にかかわらず触角が無処理であればDSが解発されたことから、触角はDSの解発に重要な役割を持っており、触角で受容される雌からの刺激要因がDSを解発すると考えられる。また触角の処理のみではHD以降の反応はほとんど無処理雄と変わらないことから、触角による刺激受容はHD以下の行動の解発には不可欠ではないと考えられた。

HD、MT、ABは口鬚・跗節の両方が同時に処理されると攪乱され、MT及びABは起こらなくなったことから、HD以降の行動が起こるためには口鬚、跗節によって受容される情報が不可欠であるといえる。ただし口鬚、跗節のいずれかが無処理であるときにはHDからABに至る一連の行動は消失しない。この事実は口鬚と跗節上の感覚器はこれらの行動を誘起するのに必要な刺激要因を受容する上で同等の機能をもちかつ互いに補償的に機能すると考えられる。なお跗節処理雄、口鬚処理雄を比較すると(TとPの比較、A+TとA+Pの比較)、いずれも跗節処理雄(T、A+T)の方がMT、AB率が低いことから、跗節の方が重要であり、口鬚は補助的に機能している可能性がある。

触角だけが無処理の雄はDSを反復するがHDが正常に起こる率は低く、またMT・ABを全く示さなかった事実は触角からの刺激受容のみではHD以降ABにいたる行動は解発されないと結論できる。すなわちHD以降ABまでの行動には跗節、口鬚の情報受容が不可欠なのであろう。

センノカミキリでは触角と小顎鬚が配偶行動解発のための刺激受容器官であ

るが、跗節の機能については全く言及されていない(阿久津・窪木, 1983b, 阿久津, 1985)。キボシカミキリ雄の跗節は HD以降の行動解発に極めて重要な役割を持っているが、カミキリ類の跗節感覚器の配偶行動への関与はこれまで全く報告がない。しかし *Paragrena fortunei* において雄の触角、眼、跗節、発音器の全てを処理しても配偶行動が起こる事が報告されている(WANG et al., 1991)。

キボシカミキリとセンノカミキリの雄はともに触角で触れて雌に駆け寄る(DS)が、前者では DS後 HD以降の行動に推移するために跗節又は口鬚での接触が不可欠であり、後者では触角による接触のみで駆け寄りから交尾までの一連の行動が解発される。両種間のこのような相違は次のように説明できる。すなわち、キボシカミキリの配偶行動はDSと、HD以降の一連の行動との2つの独立した行動セットから成り、それらの行動セットはそれぞれ触角と跗節及び口鬚で受容する刺激により解発される。他方センノカミキリでは(1)最初に雌を認知すれば雄の一連の行動連鎖は中断せず途中で新たな刺激を必要としない、あるいは(2)配偶行動連鎖の各段階に必要な刺激は全て触角または小顎鬚で受容できるのであろう。いずれにせよ、配偶行動が類似し同亜科に属するこの2種で一部の行動連鎖にこのような違いがあることは興味深い。

3 節 日齢及び後食の配偶行動への影響

本種成虫は羽化後も寄主植物の樹皮や葉を摂食(後食)して性成熟に至る。また羽化後の日齢の経過も、この後食の有無と同様に性成熟に重要であることが知られている(伊庭, 1982a)。しかしこれまでに雌雄成虫の配偶行動の解発に対する後食の有無と日齢の影響についての詳細は不明であった。本節ではまず雄の配偶行動と雌が雄の配偶行動を解発する日齢を調べた。次に雄配偶行動の解発と、雌による雄配偶行動解発に及ぼす後食の影響について検討した。

材料及び方法

供試虫は蛹期終了までは第1節に述べた方法で飼育した。羽化後の雌雄はカップにいて個別飼育した。このうち半数は人工飼料を与え、残りは羽化後全く餌を与えなかった。これらの日齢が1-14日の雌または雄に、30-60日の成熟した雄あるいは雌を与え雄の行動を中心に観察した。雌の日齢の影響に関する実験と、雄の日齢の影響に関する実験においては、それぞれ雌及び雄はすでに正常な配偶行動を示すことを確認した後に実験に供した。しかし雄はABを示すことを確認したのち交尾直前に雌雄を引き離して未交尾の状態を保った。行動の観察は第1章1節の方法に準じたが、原則として異なる雄または雌個体を用いて20回反復した。飼料を与えた雌雄に関する実験は羽化後16日目までとしたが、飼料を与えない場合雄は13日、雌は15日以降死亡したため、雄については12日、雌については14日目までとした。

結 果

雌の日齢と雄の反応行動

雌の羽化後日齢の経過と雌に対し行動連鎖に含まれる行動のいずれかを示した(Orientation: OR)雄、及びABに至った雄の比率をFig. 1-2a, bに示した。

飼料を与えて飼育した雌の場合: 羽化後1日～3日目までの雌に対して雄は全く反応を示さなかった。一方、雌は雄が接近すると触角で振り払う行動や、雄の脚などにかみつく行動を示した。なお、羽化当日の成虫の体は柔らかく、歩行できないが2日目には歩行可能となり3日目には体はほぼ堅くなった。羽化後4日目から後食が開始され雄のDSも観察された。しかし多くの場合雌は雄からすばやく逃げてしまうので、雄はその後を追跡するが、HD、MTには至らなかった。5日目以降も雌が雄を回避する傾向があったがその頻度は徐々に減少した。

雄のABは7日目になって始めて観察され、以後日齢の増加につれてAB率は次第に上昇し、12日目ごろ極大となり、以後16日目まで大きな変動は認められなかった。Orientation(OR)率は12日目に50%、10日目で極大(100%)となり、以後高い率(80～100%)が持続した。

AB率が低い時期には、雄がDSやHDを示しても、雄に接触された雌は逃げ回ったり、後脚で蹴って雄を排除する行動を示した。また雌が静止していても雄はDSやHD後一連の行動を中止し、MTやABに至らずに雌から離れることが多かった。

飼料を与えないで飼育した雌の場合: 羽化後1～3日目(餌を与えても後食はない)までの雌は雄の配偶行動を全く引き起こさなかった。未給餌飼育の場合も、給仕された場合と同様にORは4日目以降に解発されたが、若い雌は雄が触れるとすばやく逃げるため、雄がHD、MTできないことが多かった。ABは5日目以降の雌に対して起こり、8日目ごろに最大(75%)となったが、以後減少し14日目には30

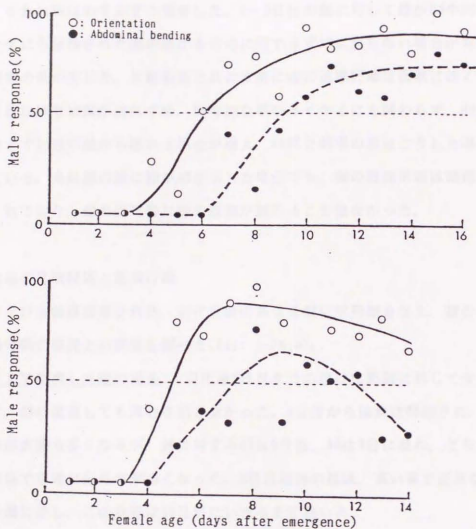


Fig. 1-2. Responses of males to food-satiated(upper: a) or starved females(low: b) of different age.

%となった。OR率は7~8日ごろにまで増大する傾向があり、8日目には100%に達したが、それ以降はわずかずつ減少した。4~8日目の雌に対して雄がDSやHDを示したときにも接触された雌が逃げるためにMTできずABに至らない場合があり、AB率とOR率の差が生じた。日齢経過と共に次第に雌の逃避行動は次第に鈍くなり、10日目以降では雌が逃れずHD、MT可能な事が多くなるにも関わらず、HD後にABを示さず雄が雌から離れる場合が増え、AB率とOR率の差はこうした場合を示している。未給餌の雌に雄がABを示した場合でも、雌の腹部末端は鞘翅の下にかくれており、雌の交尾器に雄の腹部が触れることはなかった。

雄の羽化後の日数経過と配偶行動

給餌および未給餌飼育された、羽化日齢の異なる雄に成熟雌を与え、雄の日齢と配偶行動の解発との関係を調べた(Fig. 1-3a,b)。

飼料を与えて飼育した雄の場合：羽化後4日目までの雄は成熟雌に対して全く反応せず、雌に遭遇しても関心を示さなかった。4日目から後食は開始され、5日目には後食量も多くなるが、雌に対するORは5日目、ABは6日に現れ、どちらも6~7日目急速に反応率が高くなった。8日目以降の雄は、高い率で正常な配偶行動を雌に示し、この状態は16日目にいたるまで続いた。

飼料を与えないで飼育した雄の場合：一方、飼料を与えない雌は羽化後日数が経過しても全く雌に関心を示さず、配偶行動を全く解発しなかった。雄の前脚や触角が雌の体に触れても、雄は雌と闘争する、雌の体を乗り越える、素通りする、逃げる、などの行動をとりDS、HDすらも解発されなかった。

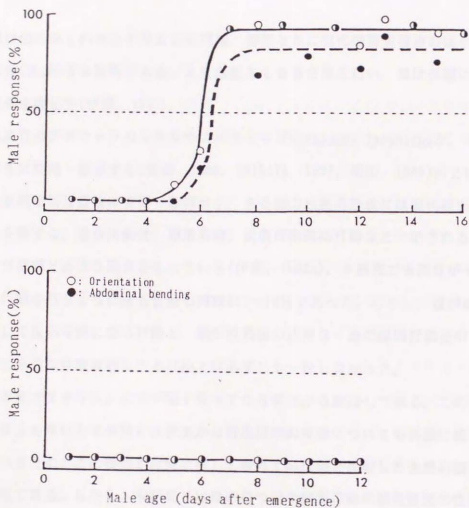


Fig. 1-3. Responses of food-satiated (upper: a) or starved males (lower: b) of different age to females.

考 察

本種は他の多くのカミキリムシと同様、雌雄ともに羽化後寄主植物の葉や条枝を摂食(後食)する習性がある。また雌雄とも多回交尾を行い、雌は長期にわたり産卵を繰返す(伊庭, 1963)。

非後食性のブドウトラカミキリやスギカミキリ *Sematonus japonicus* が、羽化後ただちに交尾・産卵する(岩淵, 1986; SHIBATA, 1987, 柴田, 1989)のとは異なり、本種は羽化直後は交尾・産卵せず、また雌の成熟卵形成には羽化脱出後約10日を要する。後食活動は、卵巣発育、配偶行動開始日齢などで示される性成熟及び産卵と密接な関係をもっている(伊庭, 1982a)。本研究でも両性が十分な配偶行動を行うようになる日齢も同様に7~10日であった。しかし、雄が成熟雌に対して反応可能になる日齢と、雌が成熟雄の正常な一連の配偶行動を引き起こすに十分な生理状態になる日齢とは必ずしも一致しなかった。

なお本来カミキリムシは体が堅くなってから寄主から脱出して来る。この点室内飼育虫を用いた本実験では寄主から脱出以前の成虫についても実験に組み込んでいるため、この期間の成虫に関して野外での行動と比較した生態的議論は無意味である。しかし、本研究では雌の持つ雄の配偶行動の解発要因の性質および雄自身の配偶行動連鎖の発達に関して考察することが目的であるため、体の柔らかい期間の雌雄も実験に含めた。

実験の結果から、雌のもつ雄配偶行動解発要因は、羽化直後の雌には存在しないものの、羽化後4日以降に現れ10日頃までに全体に備わるものと考えられた。羽化4日頃は摂食(後食)も始まるが、摂食させない雌も摂食させた場合とほぼ同様に配偶行動を誘起するようになることから、羽化後にこの要因が備わる過程においては後食は必要ではないと考えられた。ただし、さらに絶食状態が続く

と活性が低下するため要因が十分に備わったのちの活性の持続には摂食が必要であると考えられる。

さらに体の硬化と雄の行動を解発する率の増大がほぼ平行していることから、体表の物理・化学的性質とこの要因が関係がある可能性が高い。ただし、飢餓状態の雌ではしだいに雄のAB率が低下してきたことから、この要因は後食なしでは失われると考えられ、体表構造そのものが行動解発要因であるとは考えにくい。

羽化後雌に対する雄の反応において、ORの開始日令よりAB開始が遅れ、さらにOR率よりAB率が低かったのは雄が接触したとき雌が逃げたり、雄を脚で蹴るなどして雄を拒否するためであった。また、雌は雄の交尾を受け入れない時期、かつ成熟卵形成以前から雄の配偶行動を解発する要因を備えることが明らかである。

一方後食させない雄は死に至るまで成熟雌に反応を示さない。また後食させた雄の雌に対する反応性はOR、ABともに6-7日頃に急激に増大する。すなわち雄は雌に対して配偶行動をとるようになるためには後食が不可欠であり、雌にDS、HDを示すようになった雄はすでに交尾可能であることを示唆している。雄の羽化後の性質は、後食なしに、かつ交尾不可能な時期から雄の配偶行動解発要因をそなえる雌とは対照的である。おそらく、雄は後食による精巣の成熟と雌への反応は連動しているのであろう。

第2章 性フェロモンの存在

材料及び方法

供試虫

本節においては第1章と同様の方法で飼育した14～60日令の未交尾の雌雄成虫を用いた。行動観察に使用する雄は第1章3節と同様の方法で雌に対する反応性を確認した。

抽出物

雌雄の抽出物を調製する際には、虫体1頭当量あたり5～8mlのジエチルエーテル(以下エーテル)で室温下で24時間抽出し、無水硫酸ナトリウムを加えて脱水後に濾過した。濾液はロータリーエバポレーターと窒素ガスで一定濃度に濃縮し、使用まで密栓のうえ-20℃で保存した。抽出物はエーテル溶液として以下に述べる生物検定用基質上に塗布して活性の有無を調べた。一部の実験では虫体を鞘翅と、鞘翅を除いた残りの体部(以下体部)、あるいはさらに細かい部分に分解して抽出材料とした。

生物試験

抽出物を雄に提示するための検定用基質として雌雄成虫の洗浄虫体、及び日本薬局方ゼラチンカプセル(00号)を使用した。洗浄虫体は、虫体をソックスレー抽出器でエーテルを溶媒として12時間還流抽出し、充分乾燥させて作成した。基質はボール紙あるいは濾紙上に接着剤または両面テープで固定して使用した。雌モデルに虫体抽出物あるいは溶媒を塗布する際にはマイクロシリンジまたは

毛細管を用いて少量ずつ均一に行った。

供試抽出物に対する雄行動の反応は第1章1節に述べた行動連鎖の発現の有無を第1章3節の方法で調べた。1度の観察では1個の雌モデルを雄1頭毎に与え、原則として異なる雄を使用して10~30回反復した。ただし、モデルへの遭遇が3回以上でも反応がないときのみ無反応(NR)とし、2回以下で雄が無反応のときは観察に含めなかった。

なお、本章で用いた雌雄成虫の飼育・行動観察は第1章1節に述べた条件下(温度、湿度、日長、照度、実験時刻)で行った。各実験で用いた基質(抽出物を塗布した基質)の材質、抽出物の種類等に関する詳細は各節に述べる。

1 節 雌の雄配偶行動解発要因

凍死させた雌虫体を雄に与えて雌の死後の日数経過による雄行動への影響を調べ、また、雌虫体修飾モデルを雄に与えて雄行動を観察し、配偶行動の解発要因について考察した。

結果及び考察

雌の死後の日数経過と雄行動解発要因の変化

成熟雄は、死後まもない雌死体に対して、生きた雌に対するのと同様な配偶行動を示し、AB(Abdominal bending)に至った(Fig. 2-1)。

この死体に対する配偶行動は死後の日数経過と共にしだいに失われていった(Fig. 2-2)。雄が一連の行動連鎖を構成する行動要素のうちのいずれかを示した場合をOR(Orientation)とすると、OR率は死後6日目まで90%以上の範囲を保ち、7日目以降は日数の経過と共にゆるやかに減少した。しかし行動連鎖(第1章1節)に含まれる行動の全てが同時に失われるのではなかった。すなわちDS行動の減少は最も早く、死の当日には50%観察されたものが5日目頃から急激に減少し、9日目以降0~10%となり20日目以降は完全に消失した。またAB反応は死後約6日目までに急激に減少したが、その後は減少は緩やかになり20日で完全に消失した。なおOR率とAB率間の差は、HD(Holding)を行うもののABには推移しない雄の存在のために生じた。

なお雄のORの完全な消失に要する日数は、モデルとして用いた雌個体間での個体差が大きく、早いものでは15日で完全消失したが、全ての雌モデルに対するORの消失には28日を要した。

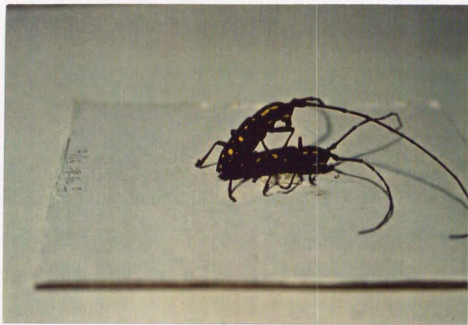


Fig. 2-1. A male P. hilaris showing abdominal bending (AB) behavior to a freshly killed female.

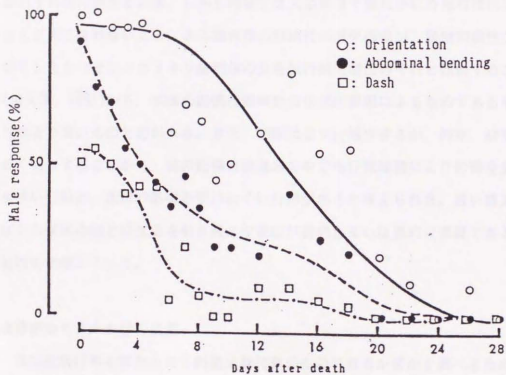


Fig. 2-2. Changes of male response to dead females kept at room temperature in *P. hylaris*. (FUKAYA & HONDA, 1992)

雌の死体に対しても雄が配偶行動を示したことから、明らかに雄の配偶行動を引き起す雌の要因は、動的刺激や音声(本種には前胸背と中胸背をすり合わせて発音する習性がある)ではなく化学的要因あるいは視覚刺激を含む物理的要因のいずれかに限定される。しかし肉眼では失活前後で雌死体に外見的变化はほとんど感じられないこと、また雌死体のAB活性の減少曲線が、接触刺激性フェロモンをもつセンノカミキリ雌死体の交尾試行解発活性のそれと類似すること(阿久津, 1985)から、本種の配偶行動解発は化学的要因によるものである可能性がより高いものと思われる。また、OR率は徐々に減少するが、DS率、AB率は早く消失することから、雄の配偶行動連鎖の中でも日数経過により影響を受けやすい行動と、比較的影響を受けにくい行動があると考えられた。言い換えればこの事実はDSとAB反応を引き起こす要因が質的あるいは量的に異質である可能性を示唆していた。

虫体修飾モデルと雄の反応

次に配偶行動を解発させる刺激は雌特有のものであるか否かを調べるため新鮮な凍死雌雄死体モデルを成熟雄に与え、それぞれのモデルに対する雄の反応を比較した。Table 2-1 に示したように、雄は、雌に対してよりも低い率ではあるが雄死体に対しても反応を示し、ABに至る雄もあった。しかし野外においては雄は雄に対し配偶行動を示すことはほとんど観察されない。この理由は後節で言及する。

雄配偶行動解発要因が化学物質すなわちフェロモンであれば、有機溶媒に溶解する可能性がある。そこでソクスレー抽出器を用いてエーテルで12時間抽出した雌虫体を台紙に固定し雄に与えたところ、雄はこれに対し全く配偶行動反応を示さなかった(Table 2-1)。

Table 2-1. Responses of males to live or dead females of *P. hilaris*.

Source of stimuli	No. of tests	Male responses ^a (%)				
		DS	HD	MT	AB	NR
Live female	20	85	95	85	85	0
Freshly killed female ^b	20	50	95	90	90	0
Freshly killed male ^b	15	7	13	7	7	80
Female washed with ether ^c	18	0	0	0	0	100

^a DS: Dash, HD: Holding, MT: Mounting, AB: Abdominal bending,
NR: No response.

^b Killed by freezing at -10°C.

^c Extracted for 12hr.

(FUKAYA & HONDA, 1992)

一方、その刺激が触覚(味覚)刺激あるいは嗅覚刺激のいずれであるかを調べるため、凍死雌をナイロントッキングで覆って雄に与えたところ、雄は全くこのモデルに反応しなかった。センノカミキリでの同様の実験例では、この布を反転したモデルには雄が配偶行動を示す(阿久津, 1985; 阿久津・窪木, 1983b)が、キボシカミキリにおいては、雌を覆ったトッキングで同様の処置をしてもそのモデルには雄は僅かなLK(Licking)以外の反応を示さなかった。

さらに先に行った実験で、雄の触角または跗節が雌の体の一部、多くは鞘翅に接触したときに一連の配偶行動連鎖を起こすことが明らかにされたので、雌鞘翅が雄の配偶行動解発に特に重要な意味を持つ可能性を確かめるために凍死雌から鞘翅を1枚あるいは2枚除去したモデルを雄に与えて雄の行動を観察し、また雌から切断した鞘翅そのものが配偶行動を解発するかどうかを調べた。1枚の鞘翅を除去したモデルに対する雄の反応は無処理の凍死雌モデル(対照区)に対する反応と大差はなかった(Table 2-2)。鞘翅2枚を除去したモデルに対する反応は、MT(Mounting)、ABに関して対照区より低かったが、DS率は低下せず逆に対照区よりも高くなった。雌から切断した鞘翅1枚をピンセットで提示する方法と支持台に固定して与える方法の2つの方法で雄に与えた結果、固定して与えた場合のみ一連の配偶行動が示されABにいたる雄があった。

以上鞘翅を除いた体部によって一連の雄配偶行動が解発され、特にDS反応は無処理雌と比して低下しないが、鞘翅だけではDSは解発されないことから、鞘翅、体部ともに配偶行動を解発する要因を持つが、鞘翅と体部に存在する要因は量的あるいは質的な何等かの差異があると考えられた。また鞘翅の提示方法で雄の反応が異なることから、モデルの形態がなんらかの形で行動に影響を与えている可能性も示された。この点については第3章で実験解析を進める。

Table 2-2. Male behavioral response of *P. hilaris* to live or dead female models.

Model	No. tests	Male responses* (%)					
		DS	HD	LK	MT	AB	NR
Live female	10	60	100	100	70	70	0
Freshly killed female (F) ^b	10	80	100	100	80	80	0
F with one elytrum	10	80	100	100	80	80	0
F without elytra	10	100	100	100	40	40	0
Elytrum from live female	10	0	10	20	0	0	80
Elytra on model	10	0	60	60	40	30	40
F covered with nylon cloth	10	0	0	0	0	0	100
F covered with conditioned nylon cloth ^c	10	0	0	5	0	0	95

* DS, HD, MT, AB, NR: see Table 2-1. LK: Licking.

^b Female killed at -20°C.

^c Female was covered with an inside out nylon cloth which was put previously on other female.

2節 雌雄の抽出物の活性とその生物検定法

前節までの実験では成熟雄は反応率に差があるものの、雌雄両方の死体に配偶行動を示すこと、雌死体に対する反応率は死後急には消失せず、反応が完全に消失するまでには4週間を要したこと、エーテル洗浄雌は雄配偶行動を解発しないこと、鞘翅とそれ以外の体部は共に雄の反応を引き起こすが、鞘翅はDSを解発しないことが明らかになった。これらの結果から(1)雄の行動を解発する刺激は有機溶媒で抽出される化学物質つまりフェロモンである、(2)雌雄ともそのフェロモンを持っている、(3)鞘翅とそれ以外の体部では雄に与える刺激に差異があることが明らかになった。そこで、雄の反応を引き起こさない本種あるいは他の種のカミキリのエーテル洗浄雌雄死体、次には人工雌モデル(透明な薬用カプセル)に、雌及び雄の体部または鞘翅部のエーテル抽出物を塗布し、雄の行動反応を観察した。

結果及び考察

洗浄虫体モデルに対する雄の反応

抽出物は冷凍死雌雄の鞘翅とそれ以外の体部を分離し、それぞれエーテル抽出したものをを用いた。また抽出物塗布を行う基質としてキボシカミキリ雌雄(ソックスレー抽出により虫体成分を除去したもの)、さらにトラフカミキリ(*Xylotrechus chinensis*)の死体を使用した。

2節で示したようにエーテル抽出により本種虫体は雄の配偶行動を解発する活性(以下活性)を失ったが、Table 2-3に示したように、洗浄死体に抽出物を塗布することにより未洗浄死体に対するのと同様に雄の反応が解発された。

Table 2-3. Male behavioral response of *P. hiliaris* to extracted bodies of *P. hiliaris* and *X. chinensis* treated with various extracts.

Model	Extract ^b	Male responses ^a (%)				
		DS	HD	MT	AB	NR
Extracted female	Female elytra	0	70	60	60	30
	Female residual body ^c	50	20	0	0	20
	Female elytra+ residual body ^c	50	90	60	70	10
	Male elytra	0	70	50	50	10
	Male residual body ^c	30	30	20	20	70
	Ethyl ether ^d	0	0	0	0	100
Extracted male	Female elytra	0	70	60	60	10
	Female residual body ^c	30	30	20	20	30
<i>X. chinensis</i>	Female elytra	0	90	90	90	10
	Female residual body ^c	60	40	40	40	20

^a DS, HD, MT, AB, NR: see Table 1. No. of tests: 10.

^b Dose: elytra: 2 beetle equivalent; residual body: 1 beetle equivalent.

^c Female or male residual body: body removed its elytra.

^d solvent, 0.1ml/model.

(FUKAYA & HONDA, 1992)

さらに鞘翅抽出物、体部抽出物では活性に差異がみられた。Table 2-3に示したように、雌鞘翅抽出物を塗布した雌死体、あるいは雄死体(以下:反応率括弧内前者が雌死体;後者が雄死体)に触角で接触しても雄はDS反応を示さなかったが、雄が胫節でこのモデルに触れてHDを行うと、MT(70%; 50%)とAB(60%; 60%)が引き起こされた。一方雌の体部抽出物に対してDS反応(50%; 30%)は起こったが、HD以降の反応率は低く、AB率は(0%; 20%)となった。

一方雄にも活性物質が存在することが示され、雄鞘翅、体部抽出物に対する雄反応率は雌の両抽出物に対してより低いが、反応の傾向は類似していた。

また抽出物が同じであれば、洗浄雌と雄のいずれに抽出物を塗布しても反応には大きな影響は見られなかったが、雄がモデル(基質)の場合にはMT位置の逆転がわずかに観察された。同様の逆位MTは、キボシカミキリとは形や紋様が全く異なるトラフカミキリに抽出物を塗布したときにも30%ほどの率で観察されたが、最終的には正常な配偶行動連鎖が解発された(Fig. 2-3)。これらの事実からキボシカミキリ雄の“同種雌認知”には、雌の形態・色彩などの非化学的特徴は決定的要因ではないと考えられた。しかし雄は、抽出物を塗布した本種雌雄虫体には正しい方向にMTするが、トラフカミキリ虫体上では前後逆向きにMTするものが存在したことから、本種の形態・色彩などが“MTの方向決定”には関与する可能性は残されている。ジンサンシバムシ *Stegobium paniceum* の雄は雌の背面に口鬚で接触した後には雌虫体上で正しい方向にMountingするが、この際の方決定は雌背面上の微細構造を口鬚で感受することによりなされる(WARD, 1981)。本種の雄の雌虫体上での方向決定に、雌の微細表面構造が関与するか否かは不明である。



Fig. 2-3. Mating response of a male P. hilaris a dead Xyrotrechus chinensis treated with female extract of P. hilaris.

ゼラチンカプセルに塗布した抽出物に対する雄の反応

前項では抽出物を虫体に塗布したが、以後の活性成分同定のためには均一な条件の生物検定系が求められる。そこで抽出物を塗布する基質として透明な、日本薬局方ゼラチンカプセル00号(以下、カプセル)を使用した。このカプセルはほぼ本種の大きさに近く、かつ、抽出物などの被試験物の塗布に際して有機溶媒に耐性があった。このカプセルを台紙に固定して前項の実験で用いた虫体抽出物(雌雄の鞘翅・体部抽出物)を一定量塗布し、これに対する成熟雄の反応を調べた。

Table 2-4 に示したように、雌の鞘翅抽出物に対してDSを除く一連の行動が示され、体部抽出物に対してはDS率が高かったが、AB率は鞘翅抽出物の場合よりも低くなった。雄の鞘翅・体部抽出物も活性は雌抽出物よりも低いが反応の内容に関してはほぼ雌と同様であった。

この結果は、前項の虫体に塗布した場合と一致していた。抽出物を塗布すれば、これを塗布する基質としてカプセルを使用しても虫体を使用した場合と同様に配偶行動が解発されることが明らかにされた(Fig. 2-4)。したがって雄の配偶行動を解発するのは虫体由来の化学的成分すなわちフェロモンであることは明らかである。

また雄は生きた雌に対する観察結果(第1章1節)と同様に、カプセル上の抽出物に接触しない限り配偶行動を解発しない。従ってこのフェロモンは接触刺激性、あるいはごく弱い揮発性と考えられた。

一方、雄が雌抽出物に対して配偶行動を示すことは雄も雌のフェロモン活性物質を持っていることを意味する。しかし実際には野外で雄が雌に対して配偶行動をとることが観察されることはほとんどない。また、雄抽出物のフェロモン活性の体部と鞘翅抽出物の活性の差異に関しては3・4節でさらに議論する。

Table 2-4. Mating responses of *P. hilaris* males to gelatin capsules treated with the extracts of elytra or residual bodies.

Model	Extract ^b	Male responses ^a (%)				
		DS	HD	MT	AB	NR
Capsule	Female elytra	0	90	70	70	10
	Female residual body ^c	90	100	60	50	0
	Male elytra	0	70	50	50	10
	Male residual body ^c	20	30	10	20	70
	Ethyl ether ^d	0	0	0	0	100

^a DS, HD, MT, AB, NR: see Table 2-1. No. of tests: 10.

^b Dose: see Table 2-3.

^c Female or male residual body: see Table 2-3.

^d Solvent, 0.1ml/capsule.

(FUKAYA & HONDA, 1992)



Fig. 2-4. A male *P. hilaris* showing abdominal bending (AB) behavior to a geratin capsule treated with female extract.

3節 抽出物の薬量とフェロモン活性

雌雄の鞘翅及び体部抽出物を様々な濃度で雄に与えて濃度反応曲線をつくり、フェロモン活性の性差あるいは部位的差異の原因を検討した。

結果及び考察

使用した抽出物は既述の方法で準備した成熟雌および雄の鞘翅と体部のエーテル抽出物である。これらの抽出物の9段階の薬量($2^1 \sim 2^{-8}$ FEまたはME)をカプセルに塗布して生物検定に供試し、フェロモン活性と薬量の関係を調べた(Fig. 2-5)。

雌の鞘翅抽出物は、 2^1 FEのとき以外には雄のDSを全く引き起こさなかった。AB反応率は、 2^1 FEで最高値を示したが、濃度が低いほど反応値は低下した。一方、体部抽出物ではDS反応率は 2^{-1} FEで最高(100%)となったが、それより高い薬量ではむしろ反応は低下した。また 2^{-1} FE以下では薬量減少に従い反応値は低下した。すなわちAB反応率は $2 \sim 2^{-1}$ FEでほぼ一定(90%)であったが、 2^{-1} FE以下では濃度は漸次低下し、 2^{-7} FE以下では抽出物は全く活性を示さなかった。

雌雄の抽出物の活性の閾値は、抽出部位及び解発される行動の種類によって異なっていたが、全体的に雄抽出物の閾値は雌抽出物のそれよりも4~8倍高かった。雄の鞘翅抽出物に対するAB反応率は、同じ薬量の雌鞘翅抽出物に対するよりも低く、また雄鞘翅抽出物へのDSは全く解発されなかった。AB率は最高でも1MEで70%であり、以下薬量が少なくなるにつれて低下し 2^{-3} MEで0%となった。雄の体部では 2^{-2} MEと 2^{-1} MEでわずかにDS反応が解発され、またAB率は 2^0 MEでピークになったが、両反応率はともに雌抽出物の場合に比べて

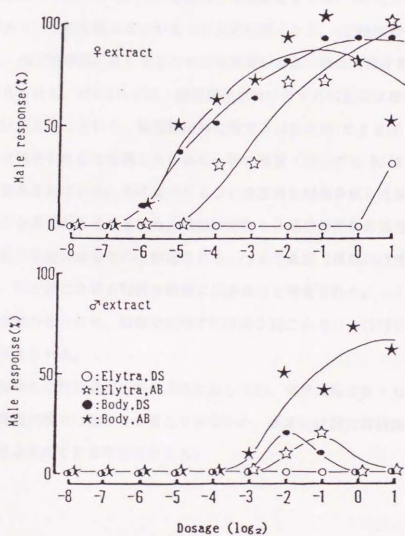


Fig. 2-5. Response of male *P. hylaris* to various dose of elytra and body extracts of female and male.

著しく低かった。

雌抽質物に対する雄のAB反応が 2^{-1} FE で最高となり、それより高い薬量では反応率はやや低下した。これを説明する仮説としては、(1)活性物質には最適薬量があり、それを越えるとかえって反応が低くなる、(2)抽出物中に阻害物質があり、抽出物濃度が高くなるとその物質量がふえ、雄の反応を抑制する、などが考えられる。1FE以外では、雌鞘翅抽出物に対するDS反応は解発されないが、AB反応は引き起こされた。鞘翅抽出物に対するAB反応率(たとえば 2^{-1} FEにおいて70%)と同率の反応を解発した体部抽出物の薬量(2FE)でもDS(2^{-5} FEにおいて60%)は解発されている。先に述べたようにほぼ同じAB率を示した薬量でもDS率に大きな差異があることから、鞘翅抽出物と体部の抽出物の活性の差は活性成分の質的な差によるものと推定される。つまり最低2種類の活性成分が体部にあり、DSを起こさせる物質は鞘翅には少ないと考えられた。

雄抽出物の場合にも、鞘翅抽出物でDS反応が起こらないのは同じ理由によるものと考えられた。

雄抽出物の活性は雌抽出物の活性に比してDS、AB共に低くなったが、これは、活性物質量が雄では雌よりも著しく少ないか、あるいは雄に特異的に阻害物質が存在するためである可能性がある。

4節 フェロモン活性物質の存在部位

虫体上の性フェロモン活性物質の存在部位を特定するために、上述の方法で冷凍死させた雌及び雄の体を触角、頭部、前胸部、中・後胸部、腹部、鞘翅、及び後翅の7部分に分割し、それぞれエーテルで24時間抽出した。

結果及び考察

これまでの実験では虫体を鞘翅とそれ以外の部分(体部)に分離・抽出したが、フェロモン活性物質の存在部位を特定するために、雌雄の虫体を触角、頭部、前胸、中・後胸、腹部、鞘翅、後翅の7部分に分解して、エーテルで抽出した各抽出物をこれまで同様にカプセルに1FEまたは1ME塗布して活性を調べた(Table 2-5,6)。

雌の場合は各部の抽出物の全てに対し、HD、LK、MT、AB反応が解発されたが、特に前胸、中・後胸で反応値が高く、90%以上のAB反応が解発された。他方DS反応は前胸では50%、中・後胸では30%であったが、他の部分の反応値は低かった。また各抽出物を全て混合したときの活性は、単独抽出物の活性と同様に強かった。

これに対して雄の各部の抽出物の場合は、各反応値とも前胸部で最も高く、触角、頭部および後翅では全く活性がなかった。DSは前胸で最高(50%)となり、腹部でもわずかに反応がみられた(10%)が、それ以外の部位には反応は認められなかった。DSを除く反応率は前胸で高かった(各90%)が、鞘翅においてもやや高く、HDは60%、ABは40%となった。しかしながら、雄の各部抽出物を全て混合したときの活性は、雌の場合と全く様相を異にし、各部の単独抽出物の活性

Table 2-5. Male behavioral responses of *P. hilaris* to extracts of different body parts of female.

Extracts ^b	No. of Insects	Male responses ^a (%)					
		DS	HD	LK	MT	AB	NR
Antenna (A)	12	0	50	50	50	50	50
Head (B)	12	17	67	67	67	67	33
Prothorax (C)	12	50	92	92	92	92	8
Meso-, Metha- thorax (D)	10	30	100	100	90	90	0
Abdomen (E)	12	8	83	83	67	67	17
Elytra (F)	12	8	100	100	92	92	0
Hind wing (G)	12	8	92	92	83	83	8
A + B + C + D + E + F + G	12	58	100	100	91	91	0

^a DS, HD, MT, AB, NR: see Table 2-1; LK: Licking.

^b Dose: 1 FE /gelatin capsule.

Table 2-6. Male behavioral responses of *P. hiliaris* to extracts of different body parts of male.

Extracts ^b	No. Insects		Male responses ^a (%)					
			DS	HD	LK	MT	AB	NR
Antenna (A)	10		0	0	0	0	0	100
Head (B)	10		0	0	0	0	0	100
Prothorax (C)	10		50	90	90	90	90	10
Meso-,Metha- thorax (D)	10		0	30	40	20	20	60
Abdomen (E)	10		10	10	10	10	10	90
Elytra (F)	10		0	60	60	40	40	40
Hind wing (G)	10		0	0	0	0	0	100
A + B + C	10		40	90	90	80	70	10
C + E + G	10		0	60	60	40	40	40
A + B + C + D + E + F + G	10		10	20	20	0	0	80

^a DS, HD, MT, AB, NR: see Table 2-1; LK: Licking.

^b Dose: 1 ME /gelatin capsule.

に比べて著しく低下した。次にこの活性の低下理由を知るため、単独で活性の充分にある前胸抽出物に、低活性の部位の抽出物を組み合わせて混合して雄に与えた。その結果、前胸、触角、頭部の組み合わせでは、前胸のみに比べてわずかに活性低下するものの、大きな変化はなかった。一方、前胸と中・後胸、後翅を組み合わせた場合活性低下は大きく、AB率は前胸のみの場合の半分以下となった。

以上の結果から、雌ではDSを解発する物質は、前胸に特に多く、中・後胸部にも分布しているが、HD以降の行動を解発する物質は全身にわたって分布していると考えられた。他方雄では、DS解発物質、HD以降の行動を解発する物質ともに前胸に多く、後者は鞘翅にも存在するが、むしろ他の部位には少ないと考えられた。特に混合実験の結果から、腹部あるいは後翅に雄の雄に対する配偶行動を阻害する因子が含まれている可能性が残された。

第3章 非化学的要因の配偶行動への影響

雌モデルの色、形態、大きさなどが雄配偶行動に大きな影響を及ぼすことは蜻翅目(HIDAKA, 1972; HIDAKA & YAMASHITA, 1975; SHOREY & GASTON, 1970)、双翅目(HUYTON et al., 1980)などで報告されている。しかしこれまでカミキリムシ類においてはこのような非化学的要因の雄配偶行動への影響についての実験的検討はほとんどなされていなかった。本研究では色・形態・大きさの異なる雌モデルに対する雄配偶行動を解析し、フェロモン以外の要因が雄行動に与える影響を検討した。

材料及び方法

供試虫

実験に使用した成虫は、神奈川県相模原市、あるいは埼玉県熊谷市で採集した個体を第1章1節と同一の条件下で累代飼育したものである。

雌雄共に羽化後14-60日の未交尾の標準的な大きさの個体(体長平均: 雌 21.5 ± 0.5 mm, 雄 20.9 ± 0.5 mm)を用いたが、雄は生きた雌に対して配偶行動を示すことを確認した個体のみを生物検定に用いた。ただし雄は交尾に至る直前に雌から引き離し、未交尾の状態を保った。

抽出物

雌はフリーザーにいれて凍死させた後、1頭当たり5~8mlのジエチルエーテルに室温で24時間浸漬し、抽出した。抽出液は無水硫酸ナトリウムで脱水した後濾過し、ロータリーエバポレーターおよび窒素ガスを用いて減圧濃縮し、ジェ

チルエーテルで希釈した(以下、抽出物)。抽出物は密栓して使用するまで -20°C で保存した。

雌モデル

モデルの材料は3種に分けられる。第2章と同様の透明なゼラチンカプセル(直径8mm、長さ23mm; 以下カプセル)、ガラス、及びプラスチック消しゴムを切り、各面をアルミフイルで被覆したものである。(アルミフイル被覆は抽出物がプラスチックの内部に染み込むのを防ぐためである。予備実験から、被覆無しでは抽出物の効果が現れないことが判明した。)とくに断わりのないかぎり、材料はプラスチック消しゴム(アルミフイル被覆)である。

色の影響を調べる実験では、カプセルを使用し、透明モデル以外は市販の色紙を切り、カプセルの内部に色面を外側にして密着させ、8色(黒、白、赤、黄、緑、青、紫、銀)の雌モデルとした。

形態の影響を調べる実験では以下に述べる15種のモデルを用いた。まずガラス球(A: 直径12cm)、同、半球(B: 直径12mm; C: 16mm)、またいずれも高さ8mmの円柱(D: 底面の直径17mm)及び正四角柱(E: 底面 $20 \times 20\text{mm}$; G: $15 \times 15\text{mm}$)、正三角柱(底面の三角形の高さF: 20mm; H: 15cm)、二等辺三角柱(I: 定面の底辺10mm, 高さ20mm)を使用し、次に、高さが各8mmの四角柱(J)、正三角柱(K)、正五角柱(L)、家型(M)、六角柱(N)、カプセル(対照区; O)を使用した。

大きさの影響を調べる実験では、 $20 \times 8 \times 8(\text{mm})$ の直方体を基本として長さ・幅・高さのいずれか1つのみを変化させた直方体を基質とした。すなわち、長さの変化に起いては $10 \sim 60 \times 8 \times 8\text{mm}$ 、幅の変化においては $20 \times 2 \sim 20 \times 8\text{mm}$ 、高さの変化においては $8 \times 20 \times 0 \sim 14\text{mm}$ の直方体モデルを用いた。但し長さの変化に関してはカプセルの長さのみ変化させた(長さ $10 \sim 23\text{mm}$)実験も行った。なお

各モデルは濾紙(直径110mm)に両面テープで固定し、一定量の雌抽出物をマイクロシリンジでできるだけ均一に塗布した。抽出物塗布はカプセル・球・半球は露出面全体としたが、それ以外は上面のみとした。各々のモデルで塗布面の単位面積当たり等しい薬量を塗布した。

生物検定

各種の雌モデルを1個固定した濾紙上に雄を1頭ずつ乗せ、その雄の行動を観察・記録した。雄が静止しているときは濾紙を傾けて歩かせた。観察時間は5分を限度とし、5分以内に雄がモデルに遭遇する(雄の跗節、小顎鬚が共にモデルに触れる状態になる)機会が3回以上あってかつ雄がモデルに反応しなかったときには無反応とした。モデルへの遭遇機会が3回以下であってモデルに反応しなかったときには観察は無効とした。第1章1節に記述した雄の典型的な配偶行動の連鎖において起こる典型的な行動であるDash(DS)、Holding(HD)、Licking(LK)、Mounting(MT)、Abdominal bending(AB)を示した個体の供試虫中での比率を反応率とした。モデル実験においては、多面体では側面に前・中脚を掛けた状態だけを正常なMTとみなした。

結 果

モデルの色彩と雄の反応.

カプセルに8色の色紙をいれてモデルとして使用した(Table 3-1)。抽出物を塗布しないモデル(溶媒塗布)に於いてはLKが黒、黄色モデルで各20%、HDは黒色モデルに於いて20%の個体で観察されたものの、いずれの色のモデルに対してもDS、MTは起こらず、ABには至らなかった。一方抽出物を塗布した有色モデルに対する反応は透明モデルと同様、DSは10から50%の率で解発され、雄のHD、LK、MT、ABともに80%以上の率となった。すなわち、雄の配偶行動は抽出物塗布の有無により決定され、モデルの色彩にはほとんど影響を受けなかった。

形態の異なるモデルに対する反応

Fig. 3-1に示した種々のモデルを与えたときの雄の行動をTable 3-2に示した。ここでは配偶行動の連鎖に沿ってDS、HD、MT、ABを示した個体の比率のほか、各行動の試みは認められるが定義した姿勢がとれないものを括弧内に表した。また、雄がモデル上で旋回行動(puzzling: PZ)をとる場合が観察されたが、モデル上で定位できないときや不安定な姿勢のときに体の向きを定めようとする行動のように見受けられた。このPZはHD-MT間(PZ1)、MT-AB間(PZ2)、AB後(PZ3)にわけて表示した。なお、paramereでモデルに軽く触れる行動はHD後MT間で見受けられるが腹部全体が曲った場合にのみABとした。

本種の虫体やカプセルとは形状が異なるモデルとして、まず球(A: 直径12mm)を与えたところ、雄は前脚と中脚でモデルを抱えて安定したMT姿勢を取ることができ、腹曲げ反応率は60%となった。次に、(A)と直径の同じ半球(B: 直径12mm、高さ6mm)を与えたところ、DS行動はとるが半球面を抱えることができ

Table 3-1. Mating responses of *P. hiliaris* males presented with artificial female models of various colors.

Color of model	Male responses ^a (%)					
	DS	HD	LK	MT	AB	NR
Black + Extract ^b	20	100	90	100	100	0
White	10	100	100	90	90	0
Red	10	100	100	90	80	0
Yellow	50	100	90	90	90	0
Green	40	100	100	90	90	0
Blue	30	80	100	80	80	0
Violet	20	90	90	80	90	0
Silver	20	100	100	100	100	0
Trans. ^d	30	80	100	80	80	0
Black + Ethyl Ether ^c	0	10	20	0	0	80
White (solvent)	0	0	0	0	0	100
Red	0	0	0	0	0	100
Yellow	0	0	20	0	0	80
Green	0	0	0	0	0	100
Blue	0	0	0	0	0	100
Violet	0	0	0	0	0	100
Silver	0	0	0	0	0	100
Trans. ^d	0	0	0	0	0	100

^a DS: Dash, HD: Holding, LK: Licking, MT: Mounting,

AB: Abdominal bending, NR: No response.

^b Dose: 0.5 FE of whole female body extract.

^c 10 μ l of diethyl ether.

^d transparent gelatin capsule

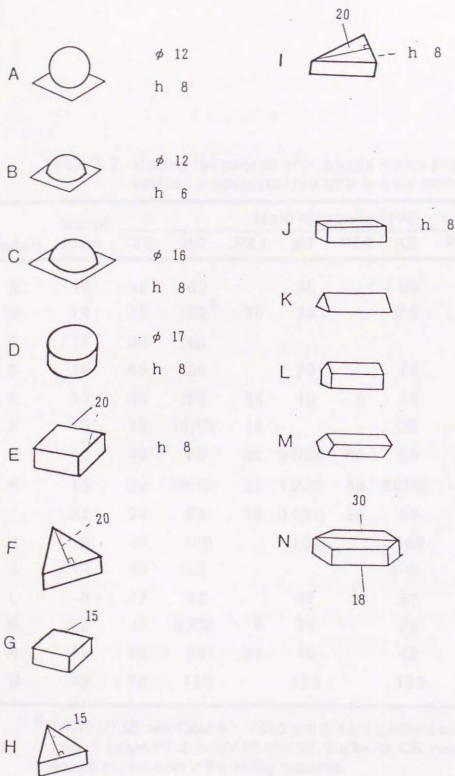


Fig. 3-1. Shapes and sizes (mm) of models used in the experiment
(Table 3-2).

Table 3-2. Mating responses of *P. hiliaris* males presented with various models treated with female extracts.

Models ^c	No. of tests	Male response ^a (%)							
		DS	HD	PZ1	MT	PZ2	AB	PZ3	OR
A	10	50	80		90		50		90
B	10	30	(30) ^b	20	10		(20)		80
C	10	30	(40)						90
D	10	60	80		70		70		80
E	20	30	(50)	35	10	5	10		50
F	10	40	10(10)	10			(20)		40
G	10	40	60	20	60(20)	40	60		80
H	10	60	70(10)	20	10(50)	30	20(40)	30	80
I	32	28	88	13	34(31)	28	59	28	88
J	10	30	100		100		100		30
K	10	60	(80)				(10)		80
L	6	17	83		67		67		100
M	15	27	33(6)	6	20		20		87
N	10	60	80	30	40		40		80
O	10	70	100		100		100		100

^a DS,HD,MT,AB: see Table 3-1. PZ1,2 and 3: turning around on female body, 1: before MT, 2: before AB after MT, 3: after AB. OR: males who showed any behavior in the mating sequence.

^b Numbers in parentheses are for incomplete behavior.

^c Model numbers are identified in Fig. 3-1.

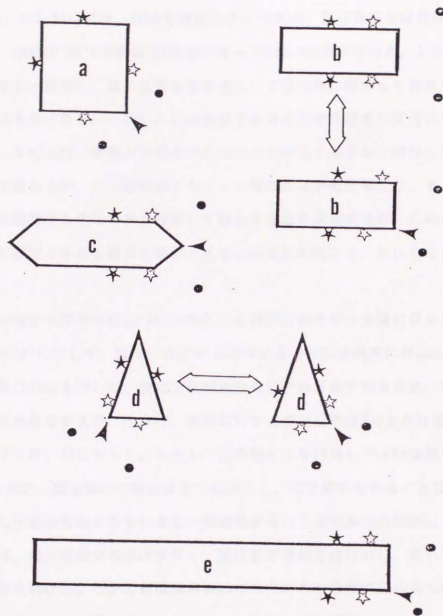
ないためHD姿勢をとれずモデルから離れる雄が多かった。しかし不完全なHD(20%)やMT(10%)、さらにMT姿勢をとらないでAB(20%)を試みる個体も観察された。

直径16mm、高さ8mmの半球(C)では直径12mmの半球と同様にDSは起こるがHD姿勢がとれず、12mmの場合よりさらに姿勢が不安定で、モデルから離れる率が高く、MT、ABは起こらなかった。一方、円筒モデル(D)は捕捉可能であり、各段階の行動は正常に起こりAB率は70%となった。

上底面(以下上面)の一边が20mmの四角柱(E)では、HDも不安定で、すぐに旋回が起こり(PZ1: 35%)、前・中脚でモデルを捕捉することは困難でありMT率は10%であった。側面にしがみついて腹部末端をモデルに向かって曲げる個体もあった(AB: 10%)。上面の高さ20mmの三角柱(F)の場合も捕捉困難にみえ、MT以降の反応率は0となった。

以上の結果から、上面の一边が短いならば捕捉できる可能性もあると考え、上面の一边15mmがの四角柱(F)、上面の高さ15mmの三角柱(H)を与えたところ、四角柱(F)へのMTとAB率はともに40%であり、MT時には雄は上面の対角線上に体軸を載せ、各側面に前、中脚を一本ずつ掛けた姿勢となった(Fig. 3-2,a)。一方、正三角柱(H)ではHD後モデル上で旋回して脚を掛ける辺を次々と替え、体軸の向きを替えた。MT(10%+不完全MT(50%))後も腹部は曲げるものの、腹部末端は止まらずに側面上を移動し、それに連れて再度旋回が始まった。結局停止してABとなったのは20%であった。

腹曲げ後の旋回は雄が腹端で接触点を探索するうちに脚の位置が不安定となるため起こるように思われた。この行動は正三角柱でのみ顕著であり、正四角柱では観察されなかった。試みに二等辺三角柱(I: 上面の底辺10mm, 高さ20mm)を与えたところ、行動は正三角形(H)の場合に類似していたが、多くの雄は腹端が底角に位置する方向で静止した(MT: この際左右の前・中脚のうち片側の2本



★: Fore Legs ☆: Middle Legs
 •: Hind Legs ◀: Genital Contact

Fig.3-2.Positions of male legs and the end of abdomen on various models

が等辺のひとつに掛かり、残りの前脚がもう一つの等辺に、中脚は底辺に掛かっていて、Fig. 3-2, d)。MT後、腹端で側面をさぐったが、正三角形とは異なって旋回せずに、腹端は'角'(側面縦辺)にとどまって59%のAB率となった。しかし、その後曲げた腹を一度戻し、脚の位置を左右逆にして別の角に向かって再度腹端を曲げる個体もあった(PZ3: 28%)。この接触する角の交替は幾度か反復された。以上から、左右の前・中脚が平行かつ対称になる姿勢でモデルを捕捉したときにMT、ABが起るが、この姿勢がとりにくい場合旋回が起ること、またABの際には雄は腹端でモデルの角を探索して静止する点を決定するが、このとき脚の位置が不安定となると再度の旋回・あるいは定位が起る、ということが考えられた。

次にモデルの幅をカプセル(0)と同じ8mmとした縦長形のモデルを雄に与えた。

四角柱モデル(J)に対して、雄は、カプセルに対するのとはほぼ同等に反応し、高いHD, MT, AB率(100%)を示した。次に上面が角状の場合の反応を知るため、家形、三角柱、五角柱を与えた。五角柱、家型に対する各反応率は(J)よりは低かったがほぼ同様にMT、ABに至った。しかし、三角柱モデルに対してはDSは解発される(60%)ものの、脚を掛けて静止することがなく、MTの姿勢をとることはなかった。しかし安定姿勢をとらないまま一瞬腹曲げを行う雄もあった(20%)。これらの場合には、雄が旋回する率は少なく、雄は必ず長軸方向にMTし、短い側面に向かって腹を曲げた。しかし腹端は側面に触れたのち左または右の角へ移動し、それにともなって姿勢も変化した(Fig. 3-2, b)。角を認識していることを確認するため六角柱(N)を与えたところ、やはりAB時の腹端は左右に移動せずに中央の角に留まった(Fig. 3-2, c)。ただし、(N)においては、HD時に捕捉する位置によりMT姿勢に移りにくくなり、反応率は全般に(0)よりは低かった。

モデルの長さ・幅・高さとの雄の反応

前実験でMT、AB率の高かった直方体(20×8×8)を基本として長さ・幅・高さのいずれかひとつを変化させた直方体を基質とし上面のみに1cm²あたり0.3FEの縫抽出物を塗布して雄に与えた。長さの影響を調べる実験ではカプセルの長さのみ変化させたモデルも用いた。これらのモデルに対する反応をHD、AB、PZ率、及び全反応率RS(全行動のいずれか示した個体の比率)として表した(Fig. 3-3, 4, 5, 6)。

長さのみが異なる直方体モデルではどのモデルでもHD率は70%以上であったが、AB率は長さの増大とともに高くなり18mmで50%、22、24mmで最大の90%となり、それ以上の長さでは漸減した(Fig. 3-3)。カプセルの長さのみ変化させたモデルにおいても直方体の場合とほぼ同様の結果を得た(Fig. 3-4)。なお長い直方体(長さ大)モデルに対するABが観察された場合、雄はモデルの末端部にマウントし、腹端をモデルの'角'(側面縦辺)に接触させる状態であった(Fig. 3-2, e)。

幅を変化させた実験では、雄は各モデルに70%以上のHD率を示したが、幅が2mmのモデルではMT、ABは起こらなかった。4mm以上ではMT、ABが発見されたが、幅が10mm以上になるとMT、ABともに低下する傾向があった。PZは幅が8mmのモデル上で10%出現し、10mm以上では50%以上となった(Fig. 3-5)。

高さの影響は幅や長さより大きく、高さ0mmまたは2mmではわずかなLK以外は全く反応は起こらず、雄は触角、跗節、または口鬚で抽出物に接触してもモデルを通過した。6、8mmのときHD、MT、ABは最大となった。一方10mm以上の高さでは、モデルに体を乗せるのが難しくなるうえ、MTの時に後脚が台紙に付かず宙にうくため正常な姿勢をとるのが困難となり、AB率は高さ14mmにおいて最低となった(Fig. 3-6)。

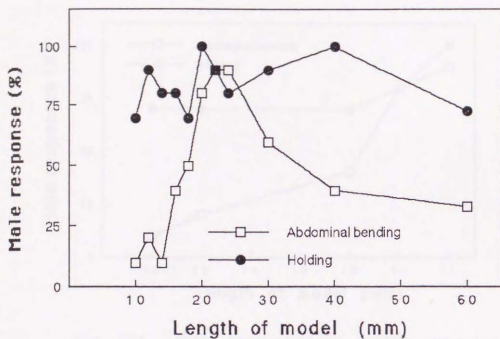


Fig. 3-3. Male mating responses to artificial female models different in length.

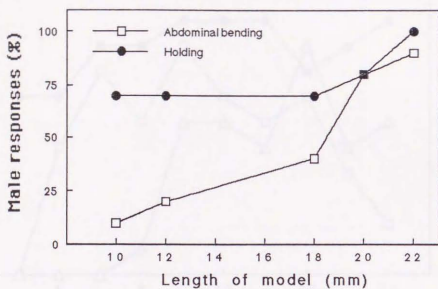


Fig. 3-4. Male responses to gelatin capsules different in length.

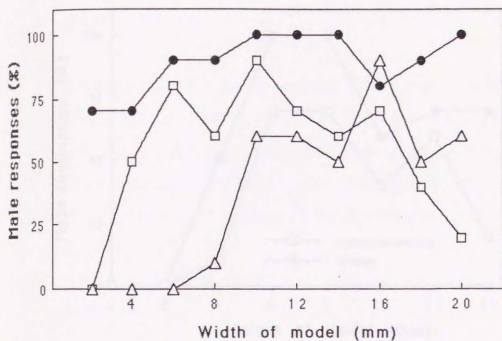


Fig. 3-5. Male mating responses to artificial female models different in width.

—●— Holding —△— Puzzling
 —□— Abdominal bending

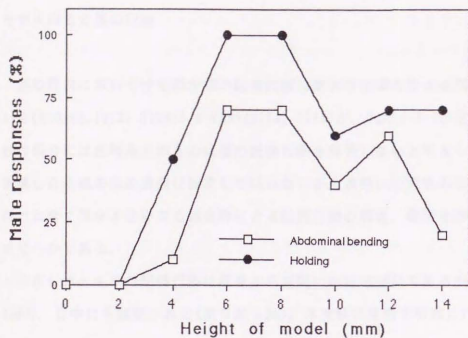


Fig. 3-6. Male mating responses to artificial female models different in height.

考 察

モデルの色と雄の行動

他の昆虫においては色彩が雄の配偶行動に重大な影響を与える例が知られている(HIDAKA, 1972; HIDAKA & YAMASHITA, 1975)が、Table 3-1の結果から、本種の場合には色刺激そのものは雄の配偶行動を解発しないと考えられた。また、使用した色紙の色の波長は測定してはいないが、黒地に淡黄色の斑紋を持つ本種とは全く異なる色彩でも抽出物による配偶行動の解発、継続を妨げないことは明らかである。

キボシカミキリの配偶行動は薄暮から夜間にかけて活発であるが(横井, 1989)、日中にも観察された(第5章1節)。本実験は室内で明期に行ったものであるから、日中に雌の色彩は配偶行動に重要な働きはしていないことが示唆される。もっとも抽出物処理のない黄と黒のモデルに対して、若干のLKが観察されていることから、これらの色彩が雄の配偶行動に何等かの影響を与える可能性はさらに検討の余地があるだろう。一方夜間や薄暮の状態では色彩の影響が本実験とは異なる可能性は残されている。しかし暗期に抽出物処理した透明のカプセルには雄が反応することはわかっており(第5章1節)、夜間にも色刺激が配偶行動を解発に重要な働きをするとは考えにくい。

モデルの形態・大きさが雄配偶行動に及ぼす影響

AB率が低いモデルには、配偶行動の解発そのものが起こらないモデルと、配偶行動の解発はなされるが、途中のいずれかの段階で行動が異常になったり、

行動連鎖の継続が困難になる場合があった(Fig. 3-7)。

本種雄の配偶行動は、反応性や内容に差異はあるものの、高さ4mm以上のすべてのモデルに対して起こった。これらのうちでAB率が低い場合には配偶行動は解発されるものの、DS,HD後にモデルの諸要因により行動連鎖が中断するものと考えられる。一方2mm以下のモデルにおいてはわずかのLKを除き配偶行動は解発されなかった。

モデルの形態・大きさが雄配偶行動に及ぼす影響

モデルの中には配偶行動が正常に解発されない形態があったが、それらは大きく2つに分けることができる。すなわち(1)配偶行動が解発されないモデルと、(2)解発はなされるが、途中のいずれかの段階で行動が異常になったり、行動連鎖の継続が困難になるモデル、である。(1)は低いモデル(2mm以下)であり、それ以外のモデルでAB率が低い場合はすべて(2)であると考えられた。

以下モデルの形態と行動の関係を、行動の解発と行動の継続にわけて考察する。

配偶行動の解発に必要な形態的要因

2mm以下の高さの直方体ではDS,HDは全く起こっておらず、配偶行動は全く解発されなかった。雄はフェロモンが存在しても、何等かの物体(雌)が存在することを感知しなければ配偶行動を解発しないものと考えられる。2mm以下では物体の存在として認識されるには低すぎるのであろう。鱗翅目において、誘引性フェロモンが存在してもモデルの視覚的刺激がなければ雄が定位・反応しないという現象が知られる(HIDAKA, 1972; CHARLTON & CARDE, 1990)。キボシカミキリにおいてはフェロモンは接触刺激性と考えられるが、2mm以下のモデルにおい

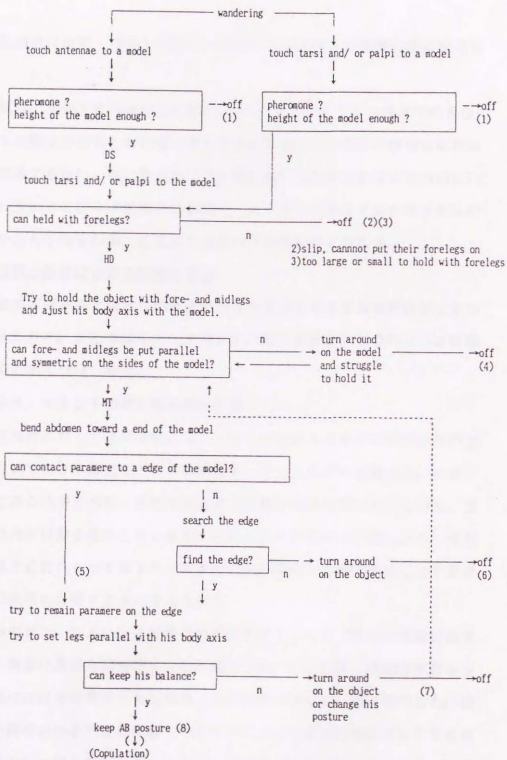


Fig. 3-7. A scheme of regulation of male mating behavior.

ては雄は刺激源に筋節・口鬚で接触しているにもかかわらず配偶行動は解発されない。

本種の場合、不可欠な'2mm以上の高さ'という条件がモデルの視覚的刺激なのか、モデルに脚をかけたときに感知する自己受容器からの高さの情報なのかはここでは結論できない。DSは脚をかける以前に起こるものであるのに2mm以下では解発されないことから前者の可能性が、また高さが充分であればモデルの長さにかかわらずHD率が高いことから後者の可能性が考えられる。

配偶行動連鎖の継続に必要な形態的要因

配偶行動が解発された後さらに継続されるか否かを決定する条件は主に2つあると考えられる。ひとつはモデルを抱え込む時の安定性、もうひとつは腹端の位置決定である(Fig. 3-7)。

a) 捕捉可能性・マウントの際の雄の脚の位置

半球、三角柱に対してはDSは起こる。しかしHDは試みるものの脚がかりがなく捕捉不可能であり、雄はモデルに執着せず、すぐにモデルを離れた。一方、捕捉可能である球や五角柱・家形はHD以降の行動が高率で起こることから、球面や上面の角が行動を阻害しているのではないことがわかる。以上から、交尾対象物を抱え込むことができる形、すなわちHDが可能な形態であることがまず配偶行動の継続に必要であると考えられた。

幅が広いモデル、あるいは上底面の四辺が平行でないモデルでは旋回行動を行ったり、側面に異常なMTを示すことが多かった。しかし前・中脚を平行かつ対称に側面にかけた姿勢がとれた場合はその姿勢で静止し、ABに移行した。雄のMT姿勢が維持されるためには前・中脚を平行かつ対称に配置してモデルを捕捉できることが必要と思われた。この機構は実際の配偶行動の際に、雄が自らの体軸と雌の体軸の方向を一致させてMT姿勢をとり、交尾器を接触させるため

に有効に機能していると考えられる。MT時の雌上での前後の位置の決定に関してはさらに検討の要がある。

b) 腹曲げ時に雄の腹端がモデルに触れる位置

本種の雄は腹端(交尾器)でモデルの構造を感知しているものと考えられる。

MT後モデルに向かって腹端を曲げたとき、雄交尾器の先端はモデルに接触する。接触点が角(縦の辺)、球面のばあいには腹端は左右には振れないが、接触点が平面の場合には、腹端は右または左に振れてゆき、角に当たったとき静止するが、角に先端が当たらない場合、雄は脚の位置を変えて旋回してしまう。

雄は接触点が凸である構造を探索して腹曲げの位置を決定し、構造に接触する位置で先端を静止させるものと考えられる。カプセルに対するAB姿勢は、体を起こして後脚で台紙に垂直に立つ状態になり、腹端は、台紙との接着部分の近くまで回り込む事もある。これは球面に沿って腹端を曲げると接触する構造物が無いためであろう。

さらに腹端の位置の決定にともなって脚と体の位置の捻れが修正される。すなわち腹端の位置を固定したまま、体軸と脚を平行になる方向へ移動する。このとき脚の平行・対称性が大きく崩れなければABが継続するが、平行性が著しく損なわれ、体勢が不安定となるとときには旋回運動に移行し、さらにはモデルを離れる。

脚の配置と腹端の位置はABの継続に重要であると考えられる。雄が雌の腹端の交尾器を捜し当て、適切な姿勢(すなわち交尾器で結合可能な姿勢)で交尾するためにこの性質は不可欠であろう。またオオスズメバチ *Vespa mandarinia* においても雌の尻がすばまった形態が雄の定位に役立っていると考えられている(小野, 1988)、キボシカミキリの場合も雌の腹端の形態は雄の定位機構とよく対応している可能性が高い。なお腹端接触点の決定機構と雌形態の対応に関

してはさらに詳しく検証する余地がある。

モデルの大きさと雄の行動

交尾の成立に直結すると考えられるAB率が最高となるモデルの大きさは、平均的な雌の大きさとほぼ一致した。ツェツェバエ *Glossina morsitans morsitans*、イラクサギンウワバ *Tricoplusia ni* においても、雌モデル (decoy) の大きさ、あるいは形態が最も対象昆虫に近いときに最も定位率、配偶行動の解発率が高い (HUYTON et al., 1980; SHOREY & GASTON, 1970) が、これらは視覚的にもたらされる情報によるものと考えられる。他方キボシカミキリはモデルの大きさにより行動の各段階で様々な行動調節機構が働くため、最終的にABに至るまで配偶行動が継続する率が変化すると考えられる。

短い(長さが小)モデルはHD、MTが困難である。長い(長さが大)モデルではHD後、末端に定位する際に困難があり反応が低下する。高さが2mm以下の場合には先に述べたようにDS、HDが解発されないが、高すぎるモデルの場合には、モデル上に体を乗せる際に困難がありHD、MTが低下、さらに後脚が宙に浮くためAB率が低下する。幅に関しては、小さいとき体を乗せるのが困難、大きい時には捕捉しにくいMT、ABが困難となり(脚の位置と腹端接触点が決定しにくい)、旋回行動が増大する。結果的に、雌の大きさに近い範囲でABに至る率が高くなるものと考えられる。

Fig. 3-8にはABが50%以上となるモデルの長さ、幅、高さの範囲を示した。平均的な雌の大きさは雄の反応が50%以上となるモデルの大きさの範囲に納まった。また本種の体の大きさの変異は大きく、雌の大きさは体長13mm前後から30mm前後に及ぶが(第5章2節)、AB率が50%以上のモデルの長さはこの変異の幅とほぼ

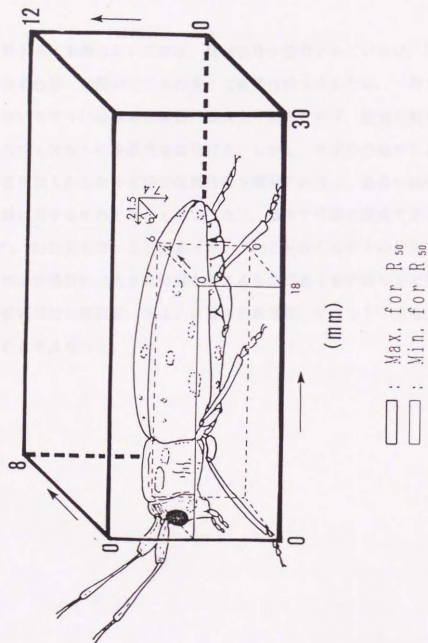


Fig. 3-8. Optimal model size for male mating response and average female size.

R_{50} : model size caused at least 50% AB response.

一致した。幅、高さについても同様の事が言える。このことは、雄は大きさの異なる雌と交尾可能であることを示すと共に、雌雄の相対的大きさにより配偶行動に差異が生ずる可能性を示唆する。

以上要するに本種において雄は、雌抽出物が塗布されていれば、同種雌とは全く異なる色彩・形態のモデルの多くに配偶行動を示したが、一方では抽出物処理のないモデルには顕著な配偶行動は全く解発されず、配偶行動の解発要因としてのフェロモンの重要性を裏付けた。しかし、モデルの条件によっては抽出物の存在にもかかわらず雄が配偶行動を解発されない、あるいは行動連鎖が生きた雌に対するそれと著しく異なったり、途中で行動を継続できず交尾試行（腹曲げ：AB）に至らないことがあった。このことからモデルの非化学的要因の中には雄の配偶行動に大きな影響を与えるものがある事が明らかになった。これらの要因は雄の雌認知、あるいは雄の行動連鎖、マウント・交尾姿勢を確定するものと考えられた。

第4章 性フェロモンの分離・同定

第2章において本種雄の配偶行動を解明する性フェロモンの存在が確認された。本章では第2章で確立されたバイオアッセイ法を使用し、さらにフェロモンを虫体抽出物から分離精製し、活性成分の分析を試みた。

材料及び方法

供試昆虫と生物検定法

性フェロモンの抽出には主に神奈川県相模原市あるいは茨城県つくば市の桑園で採集した個体を用いたが、一部の実験には第1章に述べた方法で室内累代飼育で得た個体も必要に応じて適宜用いた。また生物検定は未交尾の累代飼育雄を使用し第2章3節と同様の観察法で行った。ただし、本章では、原則として雄配偶行動連鎖の最終段階であり、性フェロモン活性の確実な指標となるAB (Abdominal bending)を示す雄の比率のみを使用し、必要な場合にのみ他の行動についても言及した(第1章1節参照)。

抽出物の作製と化学分析

1) 抽出物の調製

成虫を雌雄別に、50頭当たり約200mlの試薬特級エーテルあるいはヘキサンで浸漬抽出した。エーテル抽出は極性の高い成分を抽出する目的として24時間、またヘキサン抽出は体表ワックス成分抽出を目的として5分間行なった。得られた各抽出物はロータリーエバポレーターを用いて、約40℃下で濃縮乾固し抽出溶媒を除去した後、所定量のヘキサンに溶かし以後の分析に供するまで密封ガ

ラス容器に入れて-20℃下に保存した。

2) クロマトグラフィーによる活性成分の分離

1) で得られた抽出物はシリカゲルカラムクロマトグラフィーあるいはフロリシルカラムクロマトグラフィー(以下カラムクロマト)を用いて、常法に従い極性の異なる画分に分離した。各画分の活性の有無は第2章に述べたゼラチンカプセルを用いた生物検定法により調べた。カラムクロマトで得られた活性画分の一部は、高速液体クロマトグラフィー(以下HPLC; 島津製作所 LC-4A)で分離し、精製を進めた。HPLC分析の各条件は、カラム: 順相CLC-SIL: 直径6mm×長さ15cm(島津製作所); 移動相溶媒: 20%イソプロピルアルコール/ヘキサン; 流量: 1 ml/分; 検出法: 紫外外部吸収254nmとした。分離した画分はそれぞれ1)の方法で濃縮しエーテル溶液として生物検定に供した。

HPLC分取で得られた画分は、順相薄層クロマトグラフィー(以下TLC; キーゼルゲール 60F₂₅₄, メルク社)上では、50%ベンゼン/アセトンを展開溶媒とし、また逆相薄層クロマトグラフィー(以下逆相TLC; RP-18F₂₅₄S, メルク社)上ではメタノール/水 7:3 を用いてそれぞれ展開し、バニリン/リン酸試薬(50%燐酸水溶液100ml+ヴァニリン1g)あるいは硫酸を噴霧し、120℃で10~20分加熱して薄層上の物質を発色させ、分離された成分の精製度を調べた

3) 試料の誘導体化と標準物質

極性画分中の成分はN,O-bis (trimethylsilyl) trifluoroacetamide(BSTFA)を用いて常法に従いトリメチルシリル化(TMS化)した。炭化水素画分中の成分の二重結合の位置の決定のためのdimethyl disulfide (DMDS)誘導体化はBuser et al.(1983)の方法によった。標準物質として、市販の飽和炭化水素(C23~C35)及びステロイド類、 Δ^4 -pregnene-17 α ,20 α ,21 β -triol-3,11-dione、

$\Delta 4$ -pregnene-11 β ,17 β -diol-3,20-dione、1,4-pregnadiene-11 β ,17 α ,21-triol-3,11-dione (prednisolone)を用いた。

4) 活性成分の同定

2)の方法で得られた活性画分の成分は、そのままあるいは適宜誘導体化し、ガスクロマトグラフ(以下 GC)およびガスクロマトグラフ/質量分析器(以下 GC-MS)を用いて同定された。

(1)GC分析

GC分析にはDB-1キャピラリーカラム(直径0.25mm×長さ15m, 液相の厚さ0.10 μ m, J&W Scientific社)を取付けたガスクロマトグラフ、GC-9A(島津製作所)を用いた。温度条件は、カラム: 150-330°C(150°Cで2分、以後毎分3°Cで昇温)、インジェクター及び検出器: 280°Cとした。試料注入はスプリットレス法、検出器は水素炎検出器を用いた。誘導体化した一部の試料の分析には、DB-23キャピラリーカラム(直径0.25mm×長さ30m, 液相の厚さ0.25 μ m, J&W Scientific社)、カラム温度: 150-230°C(150°Cで2分、以後毎分3°Cで昇温)、インジェクター及び検出器温度: 280°Cを用いた。

(2)GC-MS分析

成分の構造決定のための質量スペクトル分析にはQP-1000EX(島津製作所)を用い、電子衝撃イオン化法(EI法)と化学イオン化法(CI法)を採用した。EI-MS分析はGC: GC-14A(島津製作所)、カラム: DB-1キャピラリーカラム(直径0.25mm×長さ15m, 液相の厚さ0.10 μ m, J&W Scientific社)、GC温度条件; カラム: 150-330°C(150°Cで2分、以後毎分3°Cで昇温)、インジェクター: 280°C、試料注入: スプリットレス法、インターフェース温度: 280°C、イオン化室温度: 250°C、イオン化電圧: 70eVの条件で行なった。CI-MS分析は反応ガス: イソブ

タン、カラム：DB-1キャピラリーカラム(直径0.25mm×長さ15m, 液相の厚さ0.10 μ m, J&W Scientific社)、温度条件：カラム：150-330°C(150°Cで2分、以後毎分3°Cで昇温)、インジェクター：250°C、試料注入：スプリットレス法、インターフェース温度：250°C、イオン化室温度：250°C、イオン化電圧：200eVの条件で行なった。TMS化処理した試料の分析は上述の装置を用い以下の条件で行なった。カラム：DB-23キャピラリーカラム(直径0.25mm×長さ30m, 液相の厚さ0.25 μ m, J&W Scientific社)、温度条件：カラム：60-230°C(60°Cで2分、以後毎分6°Cで昇温)、インジェクター：250°C、試料注入：スプリットレス法、インターフェース温度：280°C、イオン化室温度：280°C、イオン化電圧：70eV。

結 果

1) 活性物質の部分精製

最適な抽出溶媒を決定するため極性の異なる各種の溶媒(水、50%メタノール、メタノール、アセトン、酢酸エチル、ジエチルエーテル(以下エーテル)、ジクロロメタン、ヘキサン)による雌抽出物を調整し、活性を調べたところ、水、50%メタノール抽出物には活性がなかったが、極性がメタノールより低い各溶媒での抽出物にはいずれも活性が存在した。抽出力の強いメタノール、アセetonは不純物(腸内停留中の植物成分、卵黄物質など)を多く抽出する恐れがあるため、以下抽出溶媒としてヘキサン、またはエーテルを使用した。

次に常法に従って雌エーテル抽出物を酸性、塩基性、中性に分画したところ活性は中性画分にのみに認められた。またこれら3画分を混合した場合、活性が中性画分よりも増大することはなかった。なお酸性、及び塩基性画分にはAB以外の配偶行動も全く示されなかった。

次にフェロモン活性物質の単離・同定を目的として、活性物質の部分精製を試みた。予備実験として雌抽出物をシリカゲルカラム、及び7%含水フロリシルを充填したカラムで分画した。展開溶媒としては、ヘキサン/エーテル混合系を用いたところ、両者でほぼ同様の結果を得た。従って以下の精製にはシリカゲルカラムを使用した。なお、雌雄の抽出物を同一条件で分画したとき雌雄間で活性分画に差異は生じないことが確認されたため、雌雄混合抽出物、及び雄抽出物も雌抽出物同様の条件で分析した。

活性物質の精製においては、第2章の結果から鞘翅と残りの体部(以下体部)抽出物の間に活性の差異が存在することが示唆されたため、雌雄の鞘翅、体部の抽出物を調整して分析した。

まず雄または雌鞘翅部をヘキサンで5分間抽出し、残渣をさらにエーテルで24時間抽出した。このようにして得た両抽出物をシリカゲルカラムクロマトでヘキサン／エーテル系の溶媒を用いて分画した。ヘキサン抽出物では主な活性はヘキサン100%画分に認められた。一方エーテル抽出物中の主活性画分は極性の高いヘキサン／エーテル 1:9画分であった(Table 4-1)。さらに雄体部をヘキサンで抽出しシリカゲルを充填したカラムで同様に分画したところ、先の鞘翅ヘキサン抽出物の場合と同様に、主な活性はヘキサン1:9画分に存在した。しかし極性画分(ヘキサン／エーテル 6:4~2:8)にも、前者に比して弱いが再び活性が認められた(Table 4-2)。

以上から本種の性フェロモンは非極性の物質と、エーテル／ヘキサン1:9近辺の画分に現れるような極性の物質の最低2種類の成分からなることが明らかになった。非極性画分には通常炭化水素が含まれることから、以上の過程で得た非極性画分についても炭化水素が含有されている可能性が考えられた。

そこで主な活性分画であるヘキサン分画(非極性画分)、およびヘキサン／エーテル1:9画分(微極性画分)中の活性成分について同定を行った。

2) 炭化水素類の同定

カラムクロマトグラフィーによる活性成分の分離結果から、主な活性成分は炭化水素類であると考えられたので、GC、GC-MSを用いて活性画分中の炭化水素類の同定を行った。

雄虫体の鞘翅と残りの部分のヘキサン画分のGC分析結果をFig. 4-1、4-2、4-3、4-4に示した。鞘翅と残りの部分の炭化水素類のGC分析パターンには大きな差異は無く、クロマトグラフ上に分子量の異なる、少なくとも3種類の炭化水素類の組が一定の間隔で出現した。そこでまず、検出された各ピークの保持

Table 4-1. Male abdominal bending response to male elytra extract fractionated by silica-gel column chromatography.

Fractions	Male AB response (%)	
	Hexane extract	Ether extract
Crude extract	88	64
Hexane	36	8
Hexane/Ether 7:3	4	0
Hexane/Ether 5:5	0	0
Hexane/Ether 1:9	4	16

No. of insect: 25
Dose: 4ME/capsule.

AB: Abdominal bending.

Table 4-2. Male abdominal bending response to male body extract fractionated on silica-gel column chromatography.

Fractions	Male AB Response(%)
Crude extract	76
Hexane	68
Hexane/Ether 9:1	72
Hexane/Ether 8:2	16
Hexane/Ether 7:3	0
Hexane/Ether 6:4	0
Hexane/Ether 5:5	0
Hexane/Ether 4:6	36
Hexane/Ether 3:7	4
Hexane/Ether 2:8	36
Hexane/Ether 1:9	0
Ether	0
Ether/ Methanol 9:1	0
Methanol	0

No. of insect: 25. AB: Abdominal bending.
Dose: 4ME/capsule

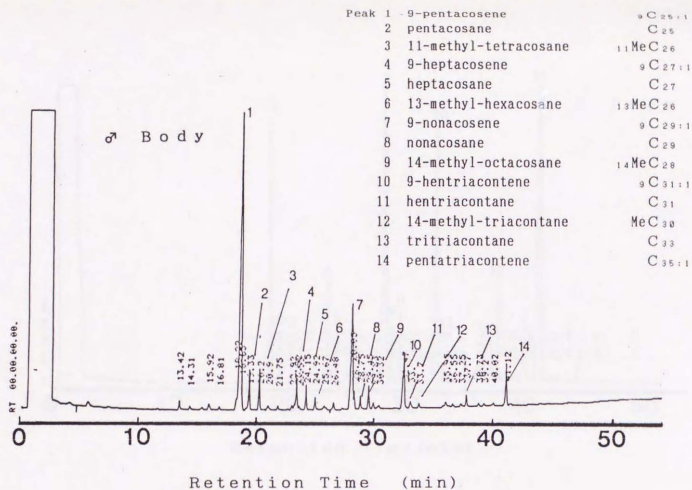


Fig. 4-1. Gas chromatogram of hydrocarbon fraction of male P. hylaris body extract.

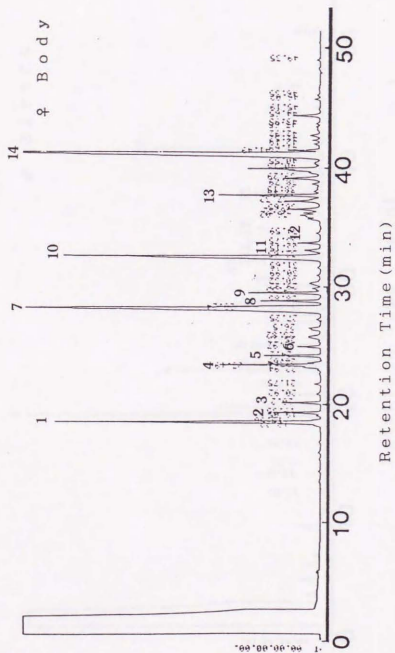


Fig. 4-2. Gas chromatogram of hydrocarbon fraction of female *P. hillaris* body extract.

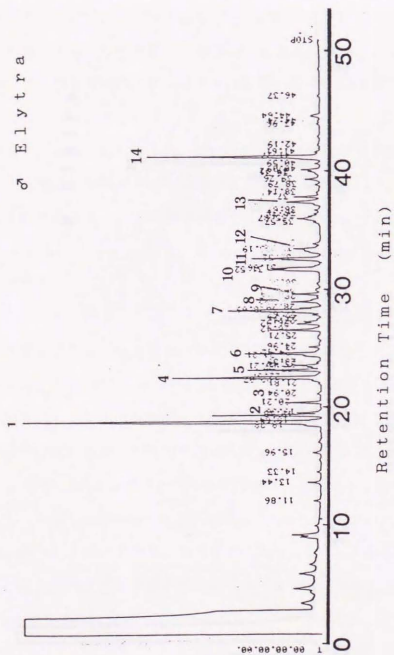


Fig. 4-3. Gas chromatogram of hydrocarbon fraction of male P. hilaris elytra extract.

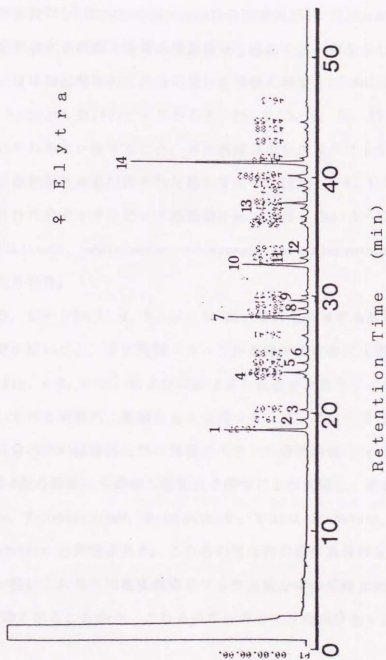


Fig. 4-4. Gas chromatogram of hydrocarbon fraction of female P. hilaris elytra extract.

時間と標準物質のそれらを比較することより、これらの物質の分子内炭素鎖の長さの推定を試みた。Fig. 4-5 に示したように、各組を構成する成分の保持時間は炭素数25(C25)のpentacosaneから炭素数35(C35)のpentatriacontaneまでの各飽和炭化水素標準物質の保持時間と極めて近い値を示した。

次に虫体抽出物中のこれらの炭化水素類の構造をGC-MS(EI法)で推定した。

Fig. 4-1に示した14のピークのうち、No. 2、5、8、11、13 は保持時間が標準物質のそれらと一致すること、また各成分のマススペクトルにおける開裂パターンが飽和炭化水素類のそれと酷似すること(Fig. 4-6, 4-7)、及びCI法により検出された分子イオンピークの質量から、これら(No. 2~13)はそれぞれ単一成分pentacosane, heptacosane, nonacosane, hentriacontane, tritriacontaneと同定された。

一方、ピークNo.1、4、7、10、14 はいずれも相当する飽和炭化水素よりも保持時間が短いこと、また開裂パターンが直鎖不飽和炭化水素のそれに一致すること(Fig. 4-8, 4-9)、およびCI法により検出された分子イオンピークの質量から、いずれも不飽和二重結合を1つ持つモノエン炭化水素と推定された。さらに各成分のDMDS誘導体化物の質量スペクトル分析結果(Fig. 4-10)から、これらは全て9位の炭素に不飽和二重結合を持つことが判明し、それぞれ、9-pentacosene, 9-heptacosene, 9-nonacosene, 9-hentriacontene, 9-pentatriacontene と同定された。これらの化合物の幾何異性は決定できなかったが、一般にこれまでに昆虫の体表ワックス成分中の不飽和炭化水素の多くはシス(Z)体であることから、これらキボシカミキリの成分もシス体である可能性が高い。

次にピークNo. 3、6、10、12の質量スペクトル分析の結果をFig. 4-11, 4-12 に示した。基本的な開裂パターンは飽和炭化水素のそれに酷似しているが、

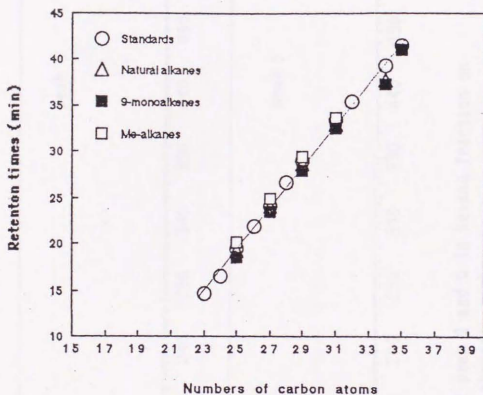


Fig. 4-5. Gas chromatographic comparizon of retention times of ausentic hydrocarbons or natural hydrocarbons in hexane extract.

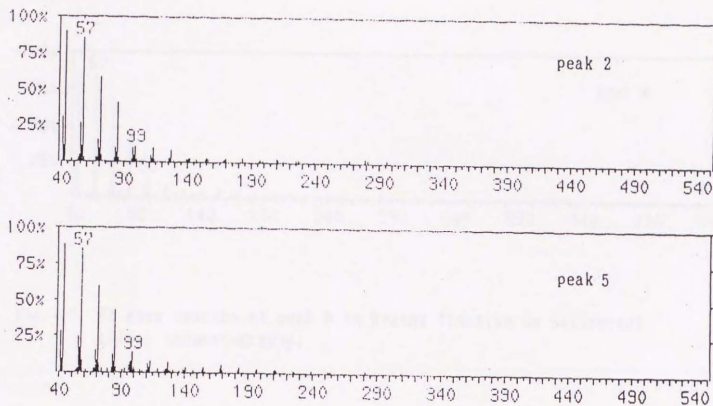


Fig. 4-6. EI mass spectra of peak 2 and 5 in hexane fraction on silica-gel column chromatography.

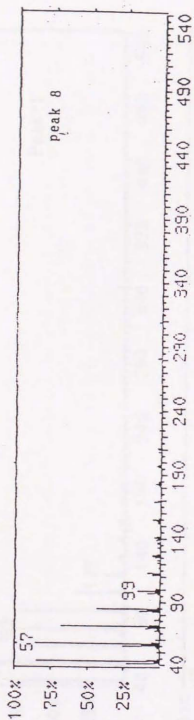


Fig. 4-7. EI mass spectra of peak 8 in hexane fraction on silica-gel column chromatography.

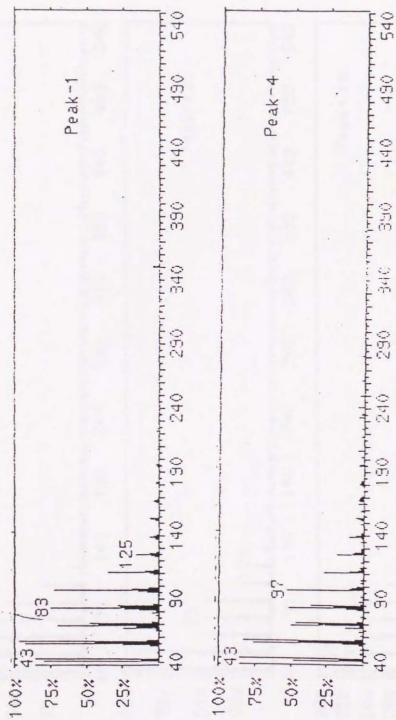


Fig. 4-8. EI mass spectra of peak 1 and 4 in hexane fraction on silica-gel column chromatography.

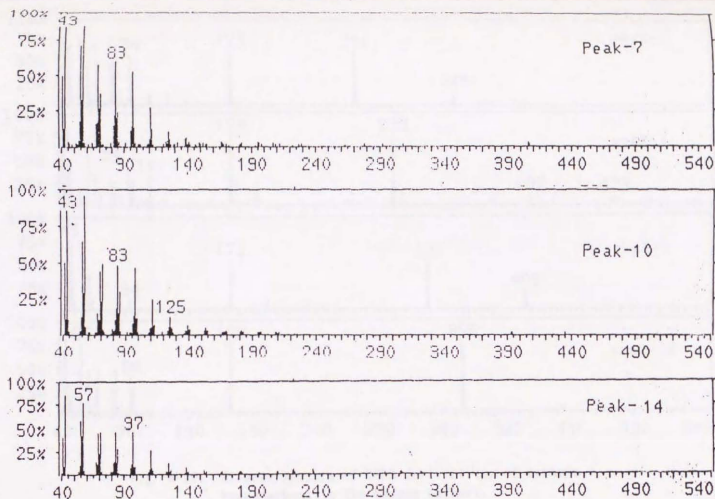


Fig. 4-9. EI mass spectra of peak 7, 10 and 14 in hexane fraction on silica-gel column chromatography.

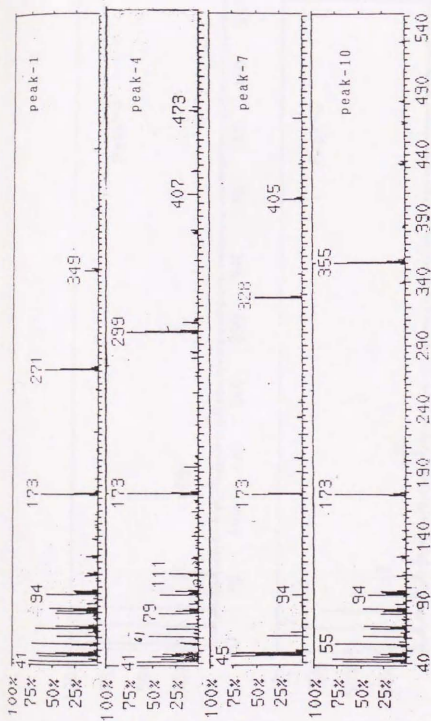


Fig. 4-10. EI mass spectra of DMDS derivatives of monoene hydrocarbons in the hexane extract.

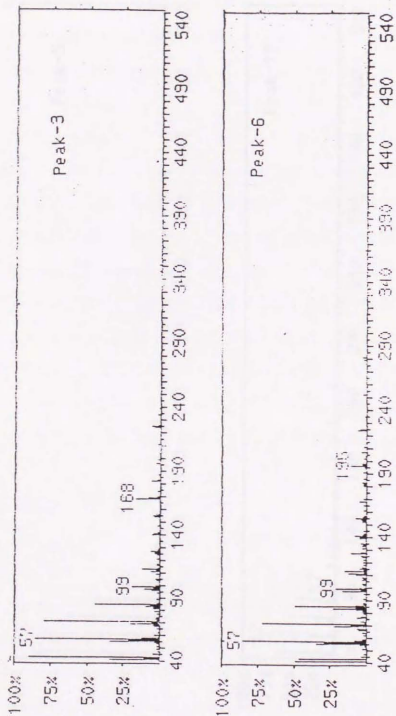


Fig. 4-11. EI mass spectra of peak 3 and 6 in hexane fraction on silica-gel column chromatography.

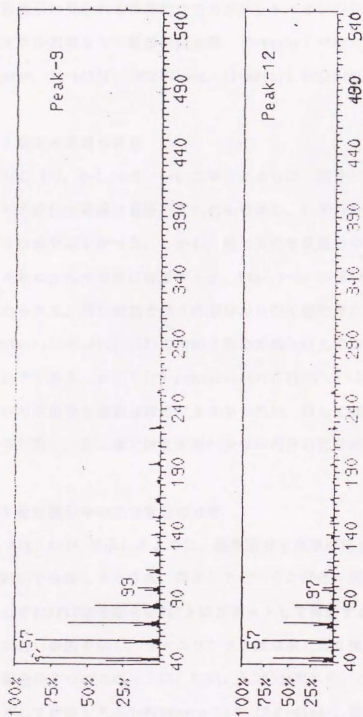


Fig. 4-12. EI mass spectra of peak 9 and 12 in hexane fraction on silica-gel column chromatography

例えばピークNo. 3の m/z 168、 m/z 225、ピークNo. 6の m/z 196、 m/z 225などの高質量部に見られる特異的なフラグメントイオンの存在から、これら4化合物はメチル側鎖をもつ飽和炭化水素、11-methyl tetracosane、13-methyl hexacosane、14-methyl octacosane、14-methyl triacontaneであると同定された。

3) 炭化水素類の性差

Fig. 4-1、4-2、4-3、4-4 に示したように、GC分析の結果からは1)で同定された炭化水素類は雌雄いずれにも存在し、いずれか一方の性のみ存在するような成分はなかった。しかし、特に炭化水素画分中の同定された主成分である不飽和炭化水素類に着目すると、Fig. 4-13 に示したように、明瞭な性差が認められた。即ち鞘翅と残りの部分からの不飽和炭化水素中で、雌では9-pentatriacontene(C35)の占める割合が40%以上であるのに対して、雄では25%以下であり、かわりに9-pentacosene(C25)が40~50%であった。他の成分については明瞭な差異は検出できなかったが、概して雌では炭素数が多い成分の比率が高く、逆に雄では炭素数が少ない成分の比率が高い傾向があった。

4) 極性画分中の活性成分の分析

Fig. 4-14 に示したように、極性画分を高速液体クロマトグラフィー(HPLC)で分画したところ、図示したピークに活性が確認された。

つぎにHPLC活性画分をTLC上にスポットして展開すると、ステロール類緑化化合物に近い挙動を示し、ヴァニリンリン酸試薬により発色させたところ、TLC上には紫色の2つのスポット(R_f 0.41, 0.30)が現れた。これらのスポットは標準物質として使用した Δ^4 -Pregnene-11 β ,17 β -diol-3,20-dione(R_f 0.58)と1,4,regnadiene-11 β ,17 α ,21-triol-3,11,dione(prednisolone; R_f 0.34)のスポッ

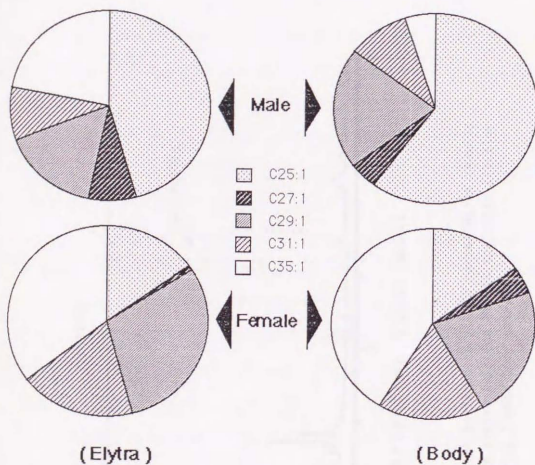


Fig. 4-13. Profiles of mono-unsaturated hydrocarbons in elytra and body extracts of *P. hilaris*.

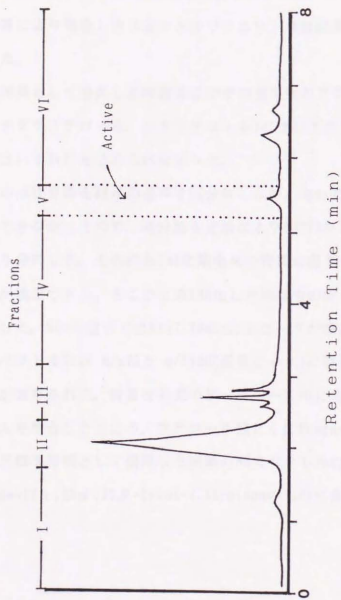


Fig. 4-14. High performance liquid chromatogram showing an active fraction (V) in the ether fraction from female body extract.

トの間に位置した。さらに、HPLCの活性画分を逆相TLC(溶媒:メタノール/水7:3 v/v)で展開したところ、紫色のスポットと原点上の薄桃紫色のスポットが現れた。前者のRf値(0.5)は使用した標準物質のうち Δ^4 -pregnene-17 α , 20 α , 21 β -triol-3, 11-dioneのRf値0.45に最も近かった。また、上述と同様に展開し硫酸噴霧により発色したスポットはヴァニリン燐酸試薬で発色したスポットと一致した。

標準物質として使用した物質およびその他市販のステロール(エルゴステロール、スチグマステロール、シトステロール)についての生物検定を行ったところ、AB活性はいずれにも認められなかった。

HPLCの活性画分を既述の条件でGC分析したが、用いた温度条件下ではピークは検出できなかったため、同分画を定法によりBSTFAを用いてTMS化した後、GCにより分析した。その結果TMS化剤由来の物質に混ざって試料由来と考えられる成分が検出できた。そこでこのTMS化した試料中の成分の同定をGC-MS法により検討した。GC-MS分析ではRt17.38minに主ピークが検出された、このピークの質量スペクトルには m/z 73と m/z 400(基準ピーク)に特徴的な強いフラグメントイオンが観察された。質量分析機のデータベース中にある既知物質とこのスペクトラムを照合したところ、ステロール類とくにPregnenedione類と類似していた。また標準物質として使用した試薬のMSスペクトルのうち、とくに Δ^4 -Pregnene-17 α , 20 α , 21 β -triol-3, 11-dioneのものに似ていた(Fig. 4-15)。

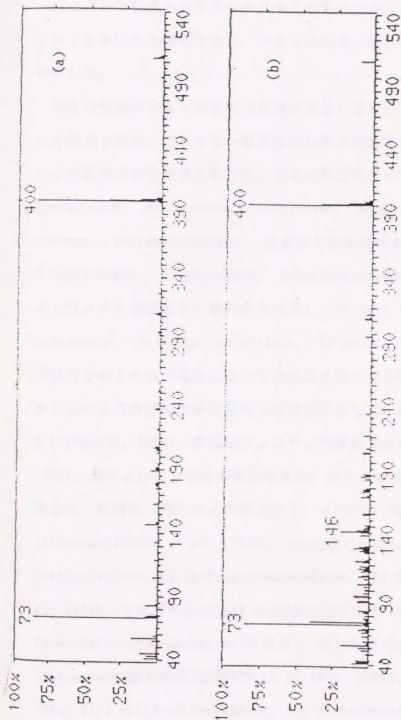


Fig. 4-15 EI mass spectra of TMS derivative in fraction V in HPLC (a) and TMS derivative of standard (Δ^4 -pregnane-17 α ,20 α , 21-triol-3,11-dione) (b).

考 察

以上の分析結果からキボシカミキリの性フェロモン活性物質は極性の異なる少なくとも二つの物質であり、一方は非極性、他方は微極性物質であることが判明した。

主な活性画分である非極性の画分に含まれる成分でGCで分析可能な成分はすべて同定された。これらは一連の炭化水素化合物であり、炭素数が25から35までの奇数個の炭化水素であった。すなわち活性画分には直鎖の飽和炭化水素: pentacosane, heptacosane, nonacosane, hentriacontane, tritriacontane, pentatriacontane, 直鎖の不飽和炭化水素: 9-pentacosene, 9-heptacosene, 9-nonacosene, 9-hentriacontene, 9-pentatriacontene, およびメチル側鎖をもつ飽和炭化水素: 11-methyl tetracosane, 13-methyl-hexacosane, 14-methyl octacosane, 14-methyl triacontaneが存在した。本研究ではこれらの成分について合成品を用いた生物検定を行わなかった。しかしこのような炭化水素は昆虫の体表成分として一般的な成分であり (HOWARD & BLOMQUIST, 1982)、種認知フェロモンや階級フェロモン (HOWARD et al., 1982)、性フェロモンである場合もある。性フェロモンとしての体表炭化水素の報告は、双翅目、特にハエの類で多く、イエバエ *Musca domestica* の (Z)-9-tricosene (ROGOFF et al., 1983)、*Drosophila melanogaster* の (Z,Z)-7,11-heptacosadiene, (Z,Z)-7,11-nonacosadiene, (Z)-7-pentacosene (ANTONY, et al, 1985)、サシバエ *Stomoxys calcitrans* の 13-methyl-1-hentriacontene, 13-methyl-1-tritriacontene (主成分)、(Z)-9-hentriacontene, (Z)-9-tritriacontane (協力成分) (SONNET et al, 1979; UEBEL, 1975)、*M. autumnalis* (face fly) の (Z)-14-nonacosene, (Z)-13-heptacosene, (Z)-13-heptacosene

(UEBEL et al., 1975)、ヒメイエバエ *Fannia canicularis* の (Z)-9-pentacosene (UEBEL et al., 1977)、*F. pusio* (UEBEL et al., 1978a) 及び *F. femoralis* (UEBEL et al., 1978b) の (Z)-11-hentriacontene などは雌の性フェロモン成分であることが知られている。したがって本種の新極性のフェロモン活性物質は体表炭化水素であることはまず疑いない。

一般に性フェロモン活性物質は不飽和炭化水素であることが多く(杉江・玉木, 1987)、上述の性フェロモンの活性物質はいずれも不飽和炭化水素である。キボシカミキリにおいても不飽和炭化水素が主な活性成分である可能性がある。

ただし飽和炭化水素を性フェロモンとする昆虫も存在し、この場合には多くは活性物質はメチル側鎖を持つ (NELSON, 1978)。例えばツエツエバエ *Glossina morsitans morsitans* のフェロモン成分である 15,19-dimethyl-heptatriacontane、17,21-dimethylheptatriacontane、15,19,23-trimethyl-heptatriacontane (CARLSON et al., 1978; WALL, 1989)、ヒトリガの一種 *Holomelina lamae* の 2-methylheptadecane (SCHAL et al., 1987) はいずれもメチル側鎖の飽和炭化水素である。また、コクヌストモドキの一種 *Tribolium confusum* は、不飽和炭化水素と直鎖飽和炭化水素の両方すなわち 1-pentadecene、hexadecane、1-heptadecene を性フェロモンとする (ENDT & WHEELER, 1971)。本種においても飽和の成分、とくに側鎖の炭化水素に活性のある可能性も残されている。

本種において同定された炭化水素成分のうち、活性物質を限定するためには合成の指標物質を雄に与えて生物検定する必要がある。

ところで本種雄死体および抽出物は、雄配偶行動を解発する活性をもつが、死体の活性は雌死体より低く、抽出物の活性は同一虫体当量の雌の抽出物より低かった(第2章)。また本章の実験に於て同定された主活性成分中の炭化水素類は雌雄いずれにも存在したが、組成に性差が認められた。即ち雌では 9-

pentatriacontene(C35)の占める割合が40%以上であるのに対して、雄では25%以下であり、かわりに9-pentacosene(C25)が40~50%であった。

体表炭化水素を性フェロモンとする昆虫のうち、雄もフェロモン活性物質を持つ例は他にも存在する。*Licoriella mali* (NELSON, 1978)、*G. morsitans morsitans* の(CARLSON et al., 1978; WALL, 1989)では雌のフェロモンは雄にも存在するが、雌よりも量は少ないために雄への雄配偶行動が解発されないと考えられている。また*M. autumnalis* の雌のフェロモン成分は雄の体表にも存在するが、雄同士の求愛が起こらないのは雄体表にはフェロモンと炭素鎖の構造の類似した飽和炭化水素が大量存在し活性が弱められるために雄同士の求愛が起こらないと考えられている(UEBEL et al., 1975)。キボシカミキリにおいても体表炭化水素の組成の差異が雌雄間の活性の差に関係している可能性がある。

一方本種は炭化水素のほか微極性の性フェロモン活性物質も存在する。他の昆虫において体表ワックス中の性フェロモンが非極性成分すなわち炭化水素ではない場合も存在し、チャバネゴキブリでは雌体表の 29-hydroxy-3,11-dimethyl-2-nonacosanoneが雄の翅上げ行動を解発することが知られる(NISHIDA et al., 1976)。また、マツノマダラカミキリにおいて性フェロモン活性を示す画分がシリカゲルカラムクロマトグラフィー上で、キボシカミキリの微極性画分とよく似た挙動を示すことが KIM et al., (1991) により報告されている。

本種の微極性活性物質はTLC上での挙動と試薬による呈色およびGC-MSの結果などから、pregnenedioldione、またはpregnenetrioldione などの類縁化合物である可能性が示唆された。ステロール類縁物質は鞘翅目において防御物質として使用され(PASTEELS, et al., 1982; DETTNER, 1987; DALOZE & PASTEELS, 1979)、ゲンゴロウ科昆虫においてはpregnane類縁化合物の分泌例も多数報告さ

れている(SCHILDKNECHT, 1971)。しかし、昆虫のフェロモンとしての報告例はきわめて少ない。トレールフェロモンとしてはカレハガの一種 Malacosoma americanum の幼虫で知られている(PATERSON & FITZGERALD, 1991)。

微極性活性物質の同定はNMRなどを用いた機器分析や合成品による生物検定を待たねばならないが、pregnene類縁体が活性物質であることが確認されれば非常に興味深い発見である。それは、体表ワックス中のフェロモン主活性物質の類縁化合物が相加的、あるいは相乗的なフェロモン活性を持つ例はあるが(SONNET et al., 1979)、主活性構造と全く異なる骨格構造をもつ物質に活性が存在する例は珍しいからである。

第5章 雌雄の相互関係

1節 配偶行動の日周変化

材料及び方法

野外網室内での行動観察

本実験には茨城県で8月上旬に採集された雌雄成虫を飼育用カップにいれ桑葉を与えて個別に室内飼育したものを使用した(第1章参照)。これらに市販の不透明塗料ペンを用いて個体識別可能なマーキングを施し、実験の3~5日前までに自然日長・温度条件下に移しておいた。東大農学部構内の圃場に桑樹2本を囲む8m³の立方体網室を設置し、雌雄各20個体を観察の1~2日前に網室に放した。観察開始から1時間毎に気温、湿度、照度を測定したうえ、その時刻において各個体が示していた行動を観察し記録した。夜間の観察は赤色の懐中電灯を使用した。この観察は異なる雌雄を用いて1989年8~9月に5回反復した。

雄のフェロモン感受性の日周変化

第2章と同様の方法で準備した雌の全虫体抽出物0.5FEをカプセルに塗布し、これに対する雄の反応率を消燈7時間前から2時間毎に12回調べた。生物検定の方法、条件は実施時刻を除き第2章と同様である。雄のモデルへの遭遇が3回以下で無反応の時には実験は無効とした。この実験においては累代飼育した未交尾の雄で雌への反応を確認したものを10頭使用し、1週間において2回反復した。

結 果

本種の配偶行動は、野外、室内のいずれにおいても一日を通じて観察されたがその頻度や内容は時刻により違っていた。野外網室内で個体識別した雌雄の行動を一時間毎に記録した結果の平均値(20頭当たり)をFig. 5-1 に示した。なお本章では、第1章に示した行動連鎖中のHalf mounting、Mounting、Abdominal bendingのすべての状態を含む、雌雄が重なりペアになっている状態を'マウント'とした。マウント数は日没頃(18時)に高く、6時にやや低くなったが、それ以外の変動は小さくほぼ横ばい状態であった。交尾数は夕方から夜半にかけて緩やかに増大し、明け方(4時頃)から午前中にかけて低くなった。配偶行動以外の行動では摂食行動はむしろ日中に盛んであり、10時頃から増大、12時にピークとなり以後の変動は小さく小幅に変動しながら18時まで漸減した(なお、摂食には雌雄の差がなかったので合計を示した)。また徘徊行動は、雌雄共に18時(日没頃)から顕著に活発となり明け方まで継続した(Fig. 5-2)。さらに全マウント数に対する新しいマウント(新しい組合せでのマウント)ペアの比率の変動を調べたところFig. 5-3 に示したように新しいマウントペアの比率は、19~2時に顕著に高く、マウント相手の交代が夜間に頻繁におこることが明らかになった。観察時のマウント相手の平均数は一晩に5回以上であり、交尾回数も1.3回であった。なお本実験では点観察であったため観察時刻以外で起こったマウント・交尾は数えていないが、実際にはさらに多くのマウント・交尾があるものと考えられた。なお観察期間中の気温は23.2~32.3℃であり、照度は昼間には3000lux以上、夜間は0.1luxであった。(なおFig. 5-1, 5-2, 5-3においては100lux以下のときに夜間とした。)

次に、室内で雌抽出物0.5FEを塗布した雌モデルに対する雄反応の経時変化を

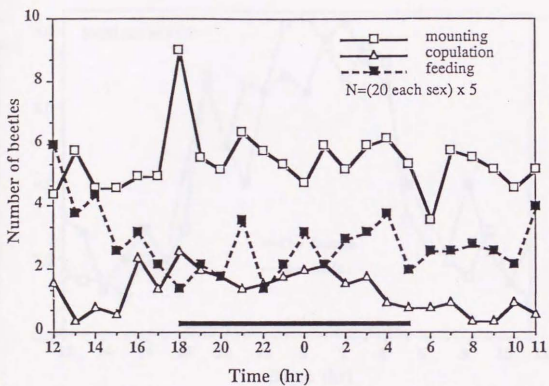


Fig. 5-1. Periodicity of mounting, copulation and feeding of *P. hilaris* in a field cage

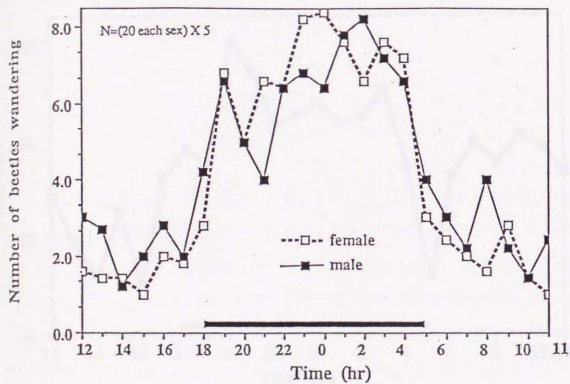


Fig. 5-2. Periodicity of the wandering of *P. hilaris* in a field cage

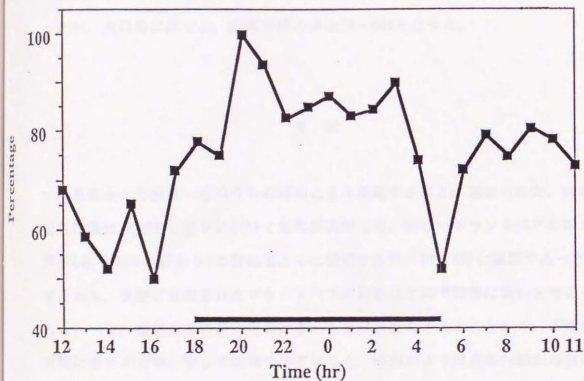


Fig. 5-3. Percentage of new couples in total number of couples at different times in a day

調べたところ、雄のAB反応率は暗期の前(-8)から徐々に上昇し、消灯前2時間(-2)から消灯後2時間目までの間最大となり、それ以降は徐々に減少した(Fig. 5-4)。一方DS反応率は暗期前から上昇し、暗期の間は高いレベルを保ち消灯後に漸減した。またOR率は暗期にはいるまえに増大、暗期の間の値は85~95%であったが、点灯後に低下し、明期の間の値は70~80%となった。

考 察

本種成虫の行動は一日のうちの時刻により変動することが認められた。特に配偶行動は夕刻から夜半にかけて頻度が高かった。新しいマウントペアの成立頻度(相手の入れ替わり)の変化はとくに顕著であり、19~4時に頻繁であった。すなわち、実際に形成されたマウントペアの総数はこの時間帯に高いと考えられる。一方、雌雄ともに摂食行動はむしろ昼間に盛んであることから、本種が夜間に全ての行動に関して活発のではなく、時刻により特定の行動が活発になると考えられるが、この配偶行動(マウント、交尾)の盛んな時間帯と徘徊頻度が高い時刻とはほぼ一致していた。

本種では徘徊行動は、遭遇頻度を増大させる重要な要因となっていると考えられる。その理由を以下に述べる。誘引性のフェロモンを持つマツノマダラカミキリやトラカミキリ類、スギカミキリ(FAUZIAH et al., 1987, 1992; IWA-
BUCHI, 1982; IWAUCHI et al., 1987)とは異なり、本種においては誘引性のフェロモンの存在を示唆する報告はない。本種雌のフェロモンは体表に存在する接触刺激性の(あるいはごく近距離で作用する)物質と考えられ、また視覚のみでは雄は同種雌を認知することはできない(第3章)。本種はとくに衰弱寄主樹

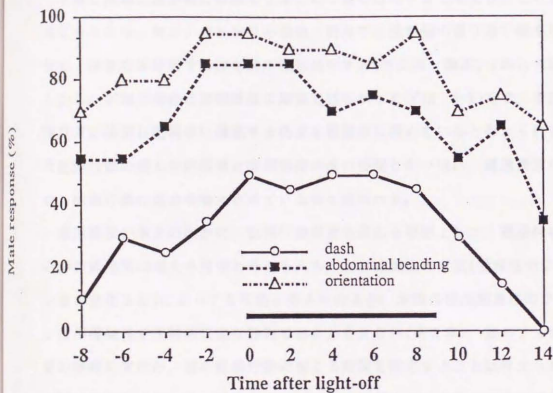


Fig. 5-4. Periodicity of male response to female extract applied on a gelatin capsule in a room condition

(Extract dosage : 0.5 female equivalent
Assay : 15L-9D $26 \pm 2^\circ\text{C}$ RH : 60%)

木由来の揮発成分に誘引される(横井・吉井, 1984, 1985, 1987)が、同一樹木上の雌雄が高い頻度で遭遇するためには、雌雄のいずれか、あるいは両方が徘徊して異性を探索する必要があると考えられる。

本種と同様に雄が雌に接触してはじめて雌を認知すると考えられているシロスジカミキリ、センノカミキリの場合、前者では雄が雌の通り道で雌を待ち伏せし、後者では徘徊する雄を雌が待ち伏せする(阿久津・窪木, 1981; 1983a)。しかし、本種の場合は徘徊頻度に雌雄差はなかった(Fig. 5-2)ので、本種は雌雄双方が徘徊し配偶者に遭遇する機会を積極的に高めていると考えられる。また配偶行動の盛んな時間帯と徘徊頻度が高い時刻との一致は、遭遇頻度の増大が、配偶行動の機会を増大させている事を裏付ける。

遭遇頻度の増大のほかに、配偶行動頻度を高める要因として、遭遇時の配偶行動の解発率の増大も有効と考えられる。これは雌側の変化(受容性やフェロモン量の変化など)によっても可能と考えられるが、本種の接触刺激性のフェロモンは不揮発性で比較的安定な物質であると考えられ(第2章)、雌のフェロモン量の経時的变化が、雄の配偶行動の起こる時間を限定することは考えられない。本種においてはむしろ、雄自身のフェロモンに対する反応性の変化が配偶行動の時刻による変動に関係していると考えられる。すなわち雌抽出物を塗布したカプセルに対して雄が配偶行動をとる率は暗期直前～暗期に高くなったが、この時期は、野外において配偶行動が活発である時期と一致する。

なお、交尾に直結すると考えられるAB率は暗期の前に増大し、明期の前に低下した。従って雄のフェロモンに対する反応性は、光条件(明暗)によって急に変動したのではなく、点灯あるいは消灯からの経過時刻により変動するか、あるいは周期的に変動するのであろう。ただしサーカディアンリズムがあるか否かは不明である。雄の反応性の変化が如何なる生理機構によるものか(感覚器レ

ベルでの変化なのか、情報の解析など高次の変化なのか)は不明であるが、雌に遭遇した場合、フェロモンに対する反応性が高い時期には雌に対する配偶行動の解発率が高くなると考えられる。本研究では雌側の条件に付いては調べなかったが、雌雄の徘徊頻度の増大と雄側の反応性の増大の同調のみでも理論的には配偶行動頻度のピークをもたらしうると考えられる。


横井(1989)は昼間には配偶行動が皆無な時刻があるということを報告しているが、本研究での野外観察では全く配偶行動が解発されなかった時刻はなかった。この結果は室内での雌抽出物に対する雄の配偶行動の解発率は、時刻により変動はしたものの最も低い時期にも皆無にはならなかった事実と符合する。また本種の場合、マツノマダラカミキリでみられた行動の日周変化(FAUZIAH et al., 1987a)と似ているが、マツノマダラカミキリのようにはっきりと各行動の起こる時間帯が限定されているのではなく、各行動の頻度が変わるのみであると考えられ、はっきり行動の時間帯を区分けできないと思われる。

2 節 雌雄の大きさと配偶戦略

本種成虫を多数野外採集あるいは室内飼育すると、様々な大きさの個体が得られることが経験的に知られていた。このような体の大きさの差が雌雄が相手を同種個体として認知し、配偶行動を解発、あるいは相手を受容する配偶者選択行動にどのように関与するのかを検討するために、室内及び野外ケージ内での実験を行った。

材料及び方法

雌雄の体長・幅・厚さの測定

山梨県韭崎市(1989年7月11日)、茨城県真壁郡(1989年8月9日、9月13日)および群馬県安中市(1991年10月15日)で採集された雌雄成虫の頭部から鞘翅の末端までの長さ(体長)、体の幅(鞘翅の肩部)及び中・後胸部での体の厚さをノギスで測定した。安中産の成虫についてはこのほか触角の基節の太さもノギスで計測した。また、高知県越知町(1991年7月)、京都府綾部市(1991年10月)、福島県西白河郡矢吹市(1991年11月)で採集された雌雄成虫、その他の実験に使用する雌雄に関し、

室内での行動観察

雌雄(茨城県下、7月採集)の体長により大(雌・雄: 25mm以上)、中(雌: 20~25mm未満, 雄: 19~25mm未満)、小(雌: 20mm未満, 雄19mm未満)の3グループに分けた。各グループ雌は5個体、雄は10個体とし、実験期間中に死亡した場合は体長が同じ範囲の別の個体を補充した。雌雄を1頭ずつ濾紙上に載せ観察用ブ

2 節 雌雄の大きさと配偶戦略

本種成虫を多数野外採集あるいは室内飼育すると、様々な大きさの個体が得られることが経験的に知られていた。このような体の大きさの差が雌雄が相手と同種個体として認知し、配偶行動を解発、あるいは相手を受容する配偶者選択行動にどのように関与するのかを検討するために、室内及び野外ケージ内での実験を行った。

材料及び方法

雌雄の体長・幅・厚さの測定

山梨県韮崎市(1989年7月11日)、茨城県真壁郡(1989年8月9日、9月13日)および群馬県安中市(1991年10月15日)で採集された雌雄成虫の頭部から鞘翅の末端までの長さ(体長)、体の幅(鞘翅の肩部)及び中・後胸部での体の厚さをノギスで測定した。安中産の成虫についてはこのほか触角の基節の太さもノギスで計測した。また、高知県越知町(1991年7月)、京都府綾部市(1991年10月)、福島県西白河郡矢吹市(1991年11月)で採集された雌雄成虫、その他の実験に使用する雌雄に関しても同様に体長を測定した。

室内での行動観察

雌雄(茨城県下、7月採集)の体長により大(雌・雄: 25mm以上)、中(雌: 20~25mm未満, 雄: 19~25mm未満)、小(雌: 20mm未満, 雄19mm未満)の3グループに分けた。各グループ雌は5個体、雄は10個体とし、実験期間中に死亡した場合は体長が同じ範囲の別の個体を補充した。雌雄を1頭ずつ濾紙上に載せ観察用ブ

プラスチックカップ内でAbdominal bending(AB)に至るまでその行動を観察した(ただし交尾にいたる前に雌雄は引き離した)。観察は5分を限度とし、5分経過しても雄の反応がなければ観察を打ち切り、無反応とした。なお各雌(または雄)個体を大中小各グループの全ての雄(または雌)と1回ずつ組み合わせて観察した。1度実験に使用した個体は30分以内に再度使用することはなく、また同日に5回以上使用されることはなかった。観察は消灯前4時間から消灯までの間に行った。

雄の大きさとフェロモン感受性

雌抽出物を既述の方法で準備し、その 2^{-3} 雌当量(FE)、 2^{-4} FE、あるいは 2^{-5} FEをカプセルに塗布した(第2章参照)。茨城県下で9月に採集された体長の異なる雄にこれらのカプセルを与えて各雌当量の抽出物に対する雄の行動反応を観察・記録した。各体長の供試虫数はFig. 5-5に示した。本実験は15L9Dの条件下で消灯前3時間の間に行い、モデルへの遭遇が3回以下で無反応の時には実験は無効とした。

野外網室内での行動観察

本実験には、茨城県下で8月に採集した雌雄を既述の条件で個別に室内飼育したものを使用し、使用個体は全飼育個体から雌雄各20頭を5組(雌雄各10頭)をランダムに選択し市販のマーカーペン(水性顔料)を用いて個体識別可能なマーキングを施した。これらは実験の3~5日前には自然日長・温度条件下に移した。東大農学部構内の園場に桑樹2本を囲む野外網室($2m \times 2m \times 2m$)に上記の方法で準備した雌雄各20個体を観察の1~2日以上前に放した。観察は1時間毎に24時間行い、各個体の行動を観察し記録した。また夜間の観察時には赤色懐中電灯を用

いた。この観察実験は異なる雌雄を用いて1989年8～9月に5回反復した。

結 果

雌雄の大きさ

体の大きさを個体間あるいは雌雄間で比較する前に、体長と体幅、体長と体の厚さの相関関係の有無を検討した。この結果、茨城県真壁郡で8月に採集した雌雄の体長対体の幅及び体長対体の厚さの相関係数はそれぞれ雌では $r=0.98$ 、 $r=0.98$ 、雄では $r=0.98$ 、 $r=0.99$ ときわめて高く、強い相関関係が認められた。従ってここでは本種成虫の体の大きさの評価基準として体長を用いた。

Fig. 5-5に示したように雌の平均体長は22.5cm、雄のそれは21.43となり若干雄が雌よりも小さい結果となった。また体長は雌の方が平均値近辺に集中する傾向があり、雄の方が有意に分散が大きかった。この傾向は真壁8月採取の個体群のみならず、各地の雌雄についても認められた(Table 5-1)。すなわち、真壁9月採取、及び葦崎、安中、越知で採集の個体群において雄の大きさの分散は雌に比して有意に大きかった。綾部、矢吹採集の雌雄群においても個体数が少ないためか有意ではないものの、雄の分散の方が大きい傾向があった。

大きさと配偶行動—室内での実験

雌雄を体長により大中小のグループとし、雌雄の体長と配偶行動の関係を調べた。最初に、大きさとDS(Dash)およびAB(Abdominal bending)の解発率との関係を分散分析した(Table 5-2)。雌の大きさと雄のDS、AB解発率には有意な関係はなかったが、雄の体長と雌に対するDS、AB解発率は有意な関係があり、DSも

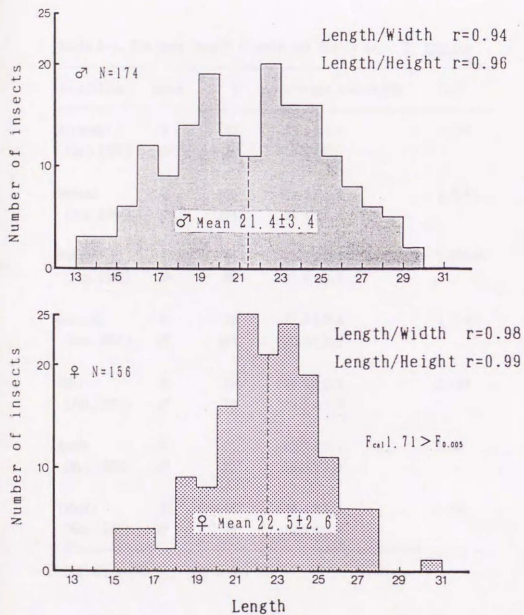


Fig. 5-5. Distribution of male and female body length of *P. hilaris*. (Makabe, Aug. 1989)

Table 5-1. The body length of male and female adult *P. hiliaris*.

localities	sexes	N	average length \pm SD	Fcal
Nirasaki	♀	49	23.0 \pm 1.5	2.35*
(Jul.1989)	♂	32	23.0 \pm 2.3	
Makabe	♀	156	22.5 \pm 2.6	1.71**
(Aug.1989)	♂	174	21.4 \pm 3.4	
Makabe	♀	81	21.6 \pm 2.1	2.26***
(Sep.1989)	♂	80	21.8 \pm 3.2	
Annnaka	♀	66	21.5 \pm 2.6	1.51*
(Oct.1991)	♂	104	20.9 \pm 3.2	
Ochi	♀	28	20.5 \pm 2.5	2.74*
(Jul.1991)	♂	23	19.5 \pm 4.9	
Ayabe	♀	21	23.2 \pm 2.5	1.98
(Oct.1991)	♂	23	20.3 \pm 3.5	
Yabuki	♀	18	20.4 \pm 2.6	2.56
(Nov.1991)	♂	19	19.6 \pm 4.1	

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001

Table 5-2. Effect of difference in body length on dash (DS; upper) and abdominal bending (AB; lower) behaviors by males against females.

		(DS)							
No. female	Length	No. male			total	Source	MS	F	P > F
	Large	13	34	48	95	Female length	61.78	2.66	NS
	Medium	24	30	47	101	Male length	506.11	24.16	P<0.01
	Small	11	29	35	75	Error	23.27	-	-
	total	48	93	130	271				

		(AB)							
No. female	Length	No. male			total	Source	MS	F	P > F
	Large	38	46	50	134	Female length	134.78	3.73	NS
	Medium	34	41	47	123	Male length	291.45	8.07	P<0.05
	Small	13	37	45	95	Error	36.11	-	-
	total	85	124	143	352				

Female body length; Large > 25 mm, 25 mm > Medium > 20 mm, Small < 20 mm

Male body length; Large > 25 mm, 25 mm > Medium > 19 mm, Small < 19 mm

Total number of insects tested; (5 females X 3) X (10 males X 3) = 450

Total number of pairs tested; 50

ABも小、中、大の順で解発率が高かった。しかし体長の近い異性間でのDS、AB率が特に高いということとはなかった。

本実験中に雌がHD、MT中の雄を後脚で蹴る(けとばし)、あるいは雄がHD、MT中に雌が向きを変えたり歩行し(歩行移動)、雄のAB、交尾を阻止あるいは遅延させる行動が観察された。このような雌の行動を交尾拒否と見なしたが、雌の交尾拒否率と雌自身の体長には有意な相関は見いだせなかった。

一方、本実験に用いた雌雄の組合せは450組であったが、これらの組合せにおいて、雌の体長が雄のそれよりも大きい場合(♀>♂)は58.7%、雄と同じあるいは雄の方が体長が大である場合(♀≤♂)は41.3%であった(Fig. 5-6)。これに対し、けとばし、歩行が観察された組合せにおいて雌の方が体長が大である組合せはそれぞれ97.7%、76.5%であった。すなわち雌の方が小さいか同じ場合よりも、雌の方が大きい組合せの場合に有意に高頻度で拒否行動が起こった。

雄の大きさとフェロモン感受性

体の大きさの異なる雄成虫の雌抽出物に対する反応を調べた結果をFig. 5-7に示した。2⁻⁵FEの雌抽出物においては、小さい雄ほどDS、OR(Orientation: 第2章参照)ともに反応率が高い傾向があり、24mm以上の雄の反応は皆無であった。2⁻³FEにおいても小さい雄が反応率が高い傾向はあったが、大きい個体の反応率も2⁻⁵FEよりもやや高くなり27mm以上の雄にも反応が現れた。さらに2⁻¹FEにおいてはDS、ORは21mmの雄で最大となり、より小さい雄ではむしろ反応率は低くなった。また23mm以上の雄においては2⁻⁵FE、2⁻³FEともにDS反応は皆無であったが、2⁻¹FEの抽出物において初めてDS反応が出現した。以上の結果から大きい雄に対するよりも小さい雄に対する方が雌抽出物(フェロモン)の閾値が低い傾向があった。

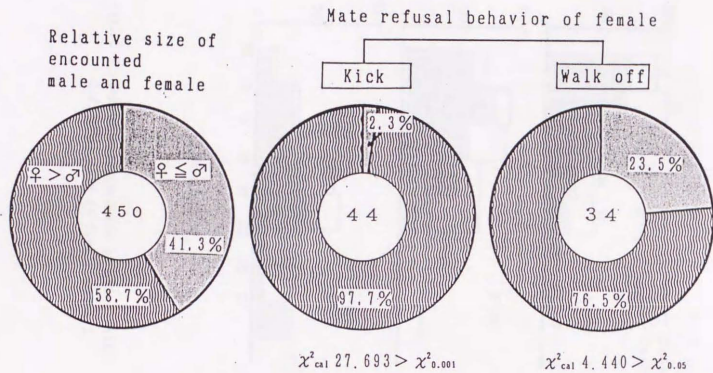


Fig.5-6.Mate refusal behavior of P. hylaris female.

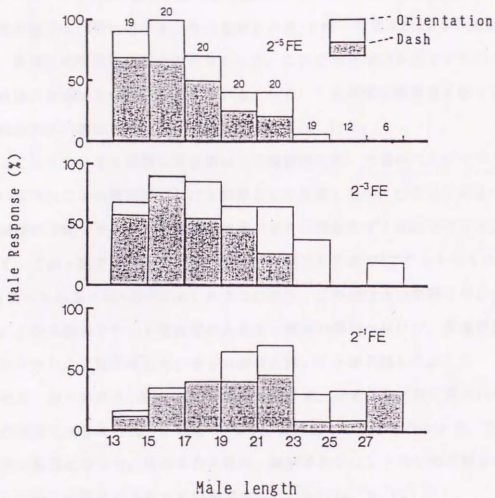


Fig. 5-7. Behavioral responses of males with different size to female extract.

大きさと配偶行動・野外網室での実験

野外網室内における各体長の雄のマウント(Mounting、Half mounting、Abdominal bendingを含む；第5章1節参照)頻度を、期待値(全観察頻度にその体長の個体の20頭に対する存在比を乗じた値)で割った値はFig. 5-8のようになり、体長との相関性は認められなかった。このことは雄の体長とマウント頻度は直接の関係はないことを示している。一方、交尾頻度を期待値で割った値は体長の大きい個体の方が高い傾向があった(Fig. 5-9)。

ところでこれまで連続した2回以上の観察時に同一の雄のペアがマウントしている場合には各観察時ごとに1頻度として計算したが、つぎにこのような同一雌雄の連続したマウントを継続時間の長さに関わらず1回のマウントと見なして、この1回マウントのうちに交尾が観察された比率(マウント当りの交尾率)を調べてみるとFig. 5-9に示したようになり、この値は正の相関を示した。

以上から雄のマウント数は雄の大きさと直接の関係がないが、交尾頻度、マウント当りの交尾率はともに大きい雄ほど高いことが判明した。

他方、雌の体長と(被)マウント頻度/期待値、交尾頻度/期待値はいずれも正の相関を示した(Fig. 5-10)。つまり、雌は大きいほどマウント率、交尾率共に高い結果となった。雄の場合と同様、継続するマウント当りの交尾率を求めたところこの場合も体長と正の相関性を示した(Fig. 5-11)。

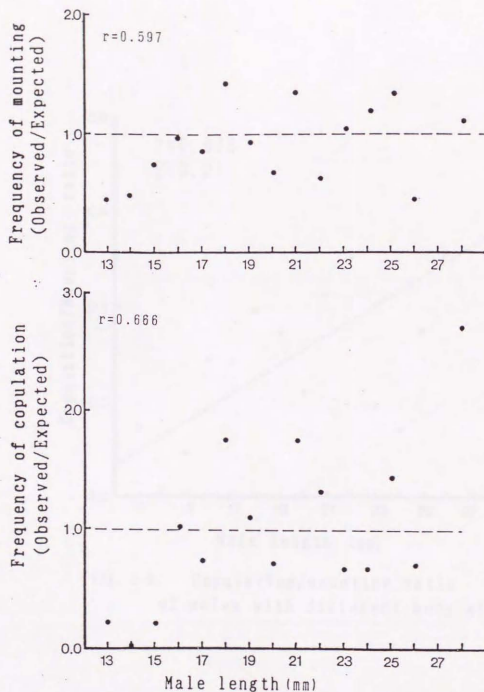


Fig. 5-8. Frequency of mounting and copulation of males with different body size

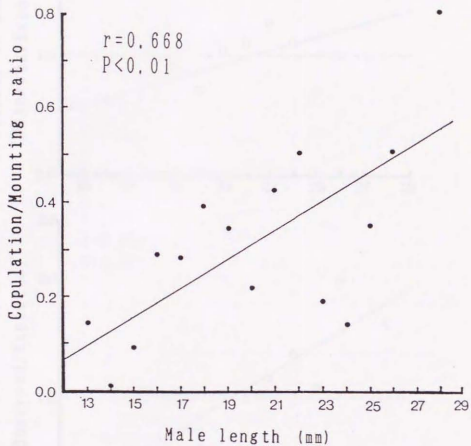


Fig. 5-9. Copulation/mounting ratio
of males with different body size.

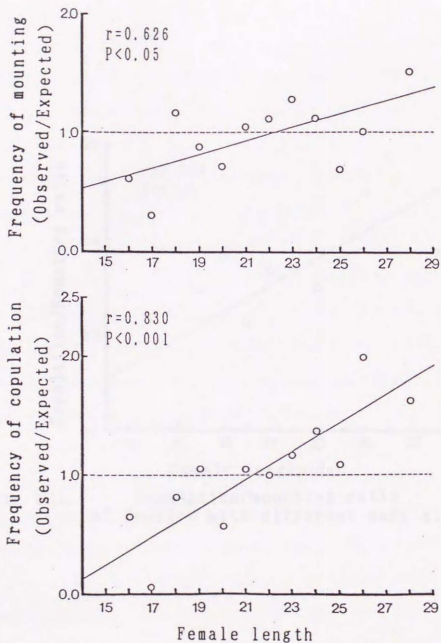


Fig. 5-10. Frequency of mounted and copulate females with different body size.

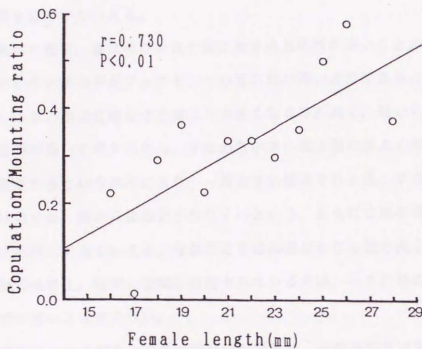


Fig. 5-11. Copulation/mounting ratio
of females with different body size.

考 察

本種の体の大きさは変異が著しいことが確認され、特に雄の方が雌よりも体長の変異が大きいことが各地の採集個体群について判明した。同一個体群内でも雄では3倍以上の差異があった。このような個体の大きさの差異は、雌雄の配偶行動に影響を及ぼすといえる。

まず、室内実験の結果、雄は小さいほど雌に対する反応性が高いことが判明したが、これは小さい雄の方がフェロモンへの反応性が高いためであると考えられる。しかし小さい雄ほど組合せて雌より小さくなる率が高く、雌から拒否行動を取られる率が高いと考えられる。すなわち小さい雄は雌にはよく反応するが雌から拒否されるという状況にあり、一方大きい雄はそれと逆、すなわち雌への反応性は低い、雌からは拒否されにくいという、ともに交尾の成功について相反した状況にあるといえる。なおここではAB率は小さな雄で高くなっているが、実験の条件上、時間と空間が限定されているため、小さな雄の交尾における成功度が高いとは言えない。

一方、室内実験における雌の大きさと雄の行動間には、分散分析では有意な関係はないものの、大・中の大きさの雌に比して小の雌のDS、ABは共に低く、雄の配偶行動を解発しにくい傾向が見られた。第3章で示したモデルの長さで行動の関係において、雄のAB反応はモデルの長さ22~24mmのとき最高であったが、28mm~30mmまでのときにもそれほど低下せずAB反応は60%以上を保っているのに対し、16mm以下のモデルにおいては雄の反応は40%以下となっており、それよりモデルが短くなるにつれて急激に反応値は低くなった(Fig. 3-3)。本実験において大きな雌の大きさは30mm以内であり、モデルで反応性が60%以上であった範囲に納まる長さである。一方、小雌の大きさは20mm未満13mm以上であり、

モデル実験で雄の反応が低い領域を含む。雌モデルへの反応と生きた雌への反応を直ちに対応させて考える事はできないが、特に小さい雌に雄が反応しにくいという傾向は、フェロモン量などを無視しても、雌自身の大きさそのものによってもたらされる可能性がある。

野外実験では、雄の大きさとマウント頻度は雄の大きさとは関係がなくほぼ一定であり、交尾頻度及びマウント当りの交尾率はむしろ大きい雄の方が高い傾向が見られた。これは室内において小さい雄の方が雌に対する反応性が高いという結果とは必ずしも一致しない。これは野外では雄間の相互関係(闘争など)が生じ、さらに小さな雄は雌に拒否されやすいためであると考えられる。本実験は点観察法で行ったが、ある行動の頻度数はほぼその行動のべ時間数と比例すると考えられる(MARTIN & BATESON, 1990)。従って、延べの交尾時間は雄が大きいほうが長く、小さい雄では短いことになる。

延べの交尾時間は、交尾回数と1回の交尾時間の積である。交尾回数が少ない場合、自分の精子による授精卵数は少なくなると考えられる。また、1回の交尾時間に関しても、本種雄がさきに交尾した雄の精子を掻き出し、自分の精子を注入するには時間が掛かる(YOKOI, 1990)ため、交尾時間が短い場合は精子の注入に至る前に交尾が中断する場合もあり不利である可能性が高い。従って交尾時間の長い大きな雄よりも、短い小さい雄の方が授精卵数が少なくなるはずである。すなわち、大きな雄よりも小さな雄の方が繁殖成功率が低いと考えられる。

雄の大きさにより交尾率に差異を生じる原因として、まず、雄間の競争における優位さの違いがあげられる。一般に小さい雄は雄間の闘争の際不利である事が多く、雄の体長変異の著しいミツギリゾウムシの一種 *Brentus anchorago* においては、大きい雄が雄間闘争、交尾において顕著に有利である(JHONSON,

1982)。本種においても雄間の雌を巡る激しい闘争が観察され、大きい雄が勝つ傾向があることが報じられている(鈴木・小野寺, 1991)。野外ケージ内での観察においても、2頭以上が闘争した場合、立ち去る雄は体がより小さいものである事が多かった。本種は闘争の際、触角を打ち合わせて互いに押し合うが、この触角の太さも体長に相関しており(体長と触角基節直径の相関係数は雄では $r=0.90$; 雌では $r=0.86$)、大きい雄ほど太く小さい雄ほど細かった。このことも雄間闘争における大きな雄の強さに何か関係があるかも知れない。

交尾率の差異の他の原因として、雌の選択による優位性の違いが考えられる。室内実験から、相対的に小さい雄の方が雌に拒否される率が高く、すなわち雌は、より大きな雄を交尾相手として好み選択すると考えられた。

一方、マウント頻度は大きさによらずほぼ一定であり、小さい雄において特に低いとは言えない。先に述べたように、交尾頻度、マウント当りの交尾回数は大きい雄の方が高いことから、小さい雄は1回の交尾のために数多くのマウントを行っていることになる。小さい雄は雌への反応性が高いため、雌に遭遇した際にマウントを試みる率は大きい雄の場合よりも高いと考えられ、このことが、小さい雄のマウント頻度を比較的大きくしていると思われる。

以上のように本種雄は大きさにより配偶行動のパターンと交尾の成功率が異なると考えられる。すなわち、大きな雄は雌に接近する回数は少ないが、雌に拒否されにくくまた雄間の闘争に勝利する率が高く、雌に一度マウントすると交尾に至るまで雌を確保し、交尾を確実にできると考えられる。一方、小さな雄は雌に拒否され易くまた大きな雄に雌を奪われやすくマウントしても有効な交尾ができる確率は大きな雄より低いが、雌に頻繁に接近しマウントしようとする回数は大きな雄より多く、このためある程度不利をカバーしていると考えられる。(この点に関しては総合考察で議論する。)しかし、最終的には大きな

雄の方が繁殖成功度は高いものと考えられる。

野外における雌の大きさとマウント、交尾頻度、マウント当りの交尾率はいずれも正の相関を示した。すなわち大きい雌ほど延べのマウント時間及び交尾時間が長いということになる。ただし、マウント及び交尾の時間・頻度が雌の産卵数、さらには適応度にどのような影響をもたらすのかは不明である。他種においては、1回の交尾では精子が不足する、あるいは交尾によって雄から雌の栄養となる物質がもたらされる等の理由で交尾回数が繁殖の成功度と直接関係する(PARKER, 1984)。もし本種において交尾頻度・時間が大であるほど有利な理由があるならば、大きい雌ほど繁殖において有利となるはずである。また、雌間の雄を巡る競争が起こっていても不思議はない。

雌自身の大きさと、マウント、交尾頻度、マウント当りの交尾率の相関性、また室内での小さな雌への雄の反応性の低さは、雄の雌選好性により生ずると考えられる。さらに雄の行動のみならず、雌自身の行動戦略、生理的条件の差異が関与する可能性もあり、今後雌の行動解析が重要な課題になると思われる。

総 合 考 察

本研究においては、キボシカミキリの配偶行動をとくに雄に着目して解析した。まず雄の配偶行動を制御するフェロモンが雌に存在することを明らかにし、その構造を推定した。また雄の配偶行動には、化学的要因のほかに物理的要因が関与すること、さらに他個体との相互関係が配偶行動を左右することを示した。

フェロモンと配偶行動

近年カミキリ類の配偶行動には性フェロモンが密接に関係していることが認識されるようになった。

これまでに報告されている各種のカミキリ類の配偶行動の連鎖はかなり共通する部分を持つが、特に雌雄が遭遇し雄が雌を捕捉するまでの経緯には種ごとに差異がある。この過程はその種の持つフェロモンの性質と強く関係していると考えられる。たとえば雄性の誘引性フェロモンを持つ種では雌が雄に誘引されて至近距離に飛来する。また雌のフェロモンが揮発性である種と接触刺激性と考えられる種では雄が雌を認知する距離が異なる。したがって、カミキリの配偶行動の機構を考える上でフェロモンの性質は極めて重要であるといえる。

カミキリには大きく分けて誘引性フェロモンと接触刺激性のフェロモンの両方を持つ種と、接触刺激性フェロモンのみを持つ種があると考えられる。キボシカミキリの場合、雌の性フェロモンは雄の雌への駆け寄り(Dash:DS)を解発する物質と、捕捉(Holding:HD)から腹曲げ(Abdominal bending:AB)、交尾にいたる行動を解発する物質とが異なる可能性がある。

DSの解発は触角が雌の体に触れたときに起こるように見えたが、刺激受容が接触のごく直前に起こっている可能性も排除できず、DS解発刺激は接触刺激であるのか、嗅覚刺激であるのか厳密には区別できない。しかし、DSはある意味では雄の体本体が雌に引き付けられる行動ともいえること、DSとHD以下の行動は独立しており別個の成分により解発されると考えられることから、本種が誘引性フェロモンと接触刺激性のフェロモンの両方を持つ種と、接触刺激性フェロモンのみを持つ種との中間に位置しているとも考えることも可能であろう。

なお、本種のDS解発活性物質は胸部に多く存在する。ブドウトラカミキリ、マツノマダラカミキリ、ベニカミキリなど誘引性フェロモンを持つ種において分泌腺が前胸部に存在する(IWABUCHI, 1986; FAUZIAH, 1991; BENTO, 1992)ことから、本種のDS解発物質も前胸部で生産されている可能性が高いと考えられる。一方HD~ABを引き起こす活性成分は炭化水素であり、全身に存在し接触刺激性であると考えられた。接触刺激性のフェロモンは他のカミキリにおいても特異的な分泌腺から分泌されるという報告はなく、本種の場合にも他の体表脂質成分とともに分泌される可能性が高い。一方、トラカミキリ類などのような雄の誘引性フェロモンは本種では存在を支持する証拠は全くない。本種のDS活性物質およびその生産組織を特定することは今後の研究で検討すべき課題である。

体表フェロモンの生物学的意味

本種雄の体表炭化水素中にも雄の配偶行動を解発する物質が存在する。このような例は他にも知られ(HOWARD & BLOMQUIST, 1982)、ハネカクシの一種 *Aleochara curtula* では雄が、交尾不可能な時期に雌フェロモンを分泌する現象は雄の雌への化学的擬態であり、他の雄の homosexual な行動を引き起こし、

雄同志の闘争を回避する意義を持つとされている(PESCHKE, 1973, 1986; PESCHKE & METZLER, 1987)。しかし、キボシカミキリでは生きた雄同士はhomosexualな行動は観察されず、雄の活性が化学的擬態の意味を持つとは考えられない。またface fly、Musca autumnalis やクロバネキノコバエ科のLycoriella mali の雄も雌の性フェロモンと類似する成分を持つが、前者では雄にはフェロモン活性を抑制する成分があり(UEBEL et al., 1975)、後者では雄の分泌量が少ないため(NELSON, 1978)、雄同士の配偶行動は起こらない。キボシカミキリにおいても、雌雄間の体表物質の組成が異なることが明らかになった。雄の抽出物の活性が雌の抽出物より弱い原因はこの点にあるのかも知れない。しかし本種雄が雄死体やその抽出物には低率ながら反応を示し、生きた雄には示さない現象は炭化水素の組成の差によっては説明できない。従って本種雄の雌雄識別には、化学的要因以外に雄自身の回避行動や雄同志の闘争行動などを含む雌雄の行動的差異も関与しているものと考えられる。実際、他の雄に脚を掛けられた雄は、直ちに逃げ去るか、攻撃的行動をとることが観察された。一方、本種は高い頻度で雌-雌マウント(一見homosexualな行動に見える)が室内で観察できる。この行動の意義はいまのところ不明であるが、雌が同種雌を認識していることは間違いない。また本種の同性個体間においては闘争、マウントペアから配偶者を奪うなどの様々な相互干渉行動がみられ、同種個体の相互認知は本種にとって重要な意義を持っているといえる。体表ワックス成分を同種認知のフェロモンとして利用している種は多く(高橋, 1987)、本種の体表のフェロモンも同種認知や寄主上で個体密度を高めたりする機能を持っている可能性が高いと考えられる。このような作用に関しては今後研究の余地がある。

様々な情報刺激と行動連鎖

本種の配偶行動の解発にはフェロモンは主要な要因である。しかし、フェロモンの存在のみではなく、雌の持つ物理的情報が雄の一連の配偶行動連鎖の複数の段階を制御することが、交尾に至るためには不可欠である事が判明した。これまでカミキリ類において交尾前行動に関与する非化学的要因の詳細な実験的解析はなされていなかったため、これは新しい知見といえる。

特に、第3章で示したように雌モデルの高さはきわめて重要であった。このことは本種雄が雌に定位するためには、フェロモンの存在と共に「ある程度の高さをもつ物体」を認識することが最低限必要であることを意味している。配偶行動が開始された後にも、雄は行動連鎖の様々な段階において雌の形態、大きさから情報を得、雄は自分自身の雌上での位置を調節すると考えられる(第3章)。また頻繁にみられる口鬚接触(Licking:LK)は、フェロモンに触れ雌を再確認の意味を持つと考えられる。モデル実験の際にフェロモン塗布が均一でないとき、LKでフェロモンの薄い位置に雄口鬚に触れると配偶行動が中断されることからこのことは支持される。

雄が雌を認識して配偶行動が解発されても、無条件でその後の行動連鎖が続く交尾に至るのではなく、雄は各段階で脚、口鬚、腹端などからの情報により雌と認識した物体の、大きさ、形状、及びフェロモンの存在を再認識して行動を連続させ、調整するものと考えられる。

体の大きさと配偶戦略、および体の大きさの分散が生じる原因

本種は雌雄の体の大きさの変異が大きく、雌雄の絶対的あるいは相対的大きさは雌雄の行動に影響を与えることが判明し、とくに雄は体の大きさにより行動に差異がある可能性が示唆された。同種の雄が形態的多型(HAMILTON, 1979;

WATANABE and TAGUCHI, 1991)や、体の大きさ(HOWARD, 1978; LE BOEUF, 1974; van den Berghe, 1988)などの形質の差異により異なる戦術(代替戦術: alternative tactics)をとることが知られており、雄の大きさの差異による代替戦術の例は昆虫ではハナバチの一種 *Centris pallida*、数種のユスリカ(Chironomid, Chaoborid)、さらにはカミキリの一種 *Dendrobias mandibularis* に例がある(ALCOCK, 1977; McLACHLAN & NEEMS, 1989; GOLDSMITH, 1987)。キボシカミキリの場合小さな雄は雌の選択、雄間競争の両方において不利であり、交尾成功度は低いが、小さな雄は大きな雄よりも雌への反応性が高く、雌に接近する回数を多くすることで不利を少なくしていると考えられた(第3章2節)。これは、「悪い条件のもとではよい条件の個体とは異なる戦術をとることで、悪い条件のときもよい条件のときと同じ戦術をとるときよりも適応度がよい (making the best of a bad job)」という状況(粕谷, 1990)にあてはまると考えられる。*D. mandibularis* においては、大きな雄と小さな雄とでは交尾のために待ち伏せをする場所が異なるが(GOLDSMITH, 1987)、本種においてもそのような行動範囲の差の有無等を検討する必要がある。

穿孔性甲虫においては幼虫期の発育および成虫の体の大きさを決定する重要な要因として、幼虫時の密度、材の湿り気等があり、さらに卵の大きさも影響する可能性も指摘されている(JOHNSON, 1982)。キボシカミキリは産卵時期の早晚により幼虫の発育経過に差異が現れ、さらに樹内生育期間が長いほど大型化する傾向があることが明らかになっている(伊庭, 1976)。また本種は卵の大きさのばらつきが大きいように見える。以上から本種の体の大きさの大きな変異性は環境要因によってもたらされていると考えられる。しかし環境要因のみでは雄の大きさの分散が雌のそれより大きい事は説明できない。成虫の大きさの決定に遺伝的な要因も関与する可能性は残されている。もし遺伝的要因が

関与するならば、雌は体の大きさについて雄よりも強い淘汰圧を受けているために大きさの変異幅が小さいのかもしれない。

幼虫時の飼育条件および卵の大きさと孵化成長後の成虫の体の大きさの関係などから、本種の体の大きさを決定する環境、遺伝要因を解析すること、また変異性をもつ個体ごとの適応度を定量できる実験、観察は本種の適応戦略を解明するためには不可欠である。

要 約

キボシカミキリはクワ、イチジクなどクワ科樹木を寄主とする難防除害虫である。配偶行動の研究は害虫の防除の基礎としても重要である。カミキリ類の配偶行動の解析は近年進められるようになってきたが、鱗翅目のそれに比して報告が少なく未解明な点が多い。また、本種は雌雄共に多回交尾するが、多回交尾性の昆虫の配偶行動の解発・制御機構の詳細な研究は少ない。本研究は配偶行動の連鎖を踏まえた上で、本種雄の同種雌認知と配偶行動の解発・継続の制御機構を解析し、さらにその制御機構から本種の配偶戦略を解明することを目的として行った。

1 雄の配偶行動連鎖を制御する要因

[雄の配偶行動連鎖]

典型的な雄の配偶行動は以下の行動連鎖から構成されていた：触角による雌への接触と駆け寄り(Dash)→雌の捕捉(Holding)→口鬚接触(Licking)→背面上での前・中脚による雌の捕捉(Mounting)→口鬚接触→腹曲げ(Abdominal bending)→交尾。これらの行動連鎖の内、最初の触角による雌への接触はDashには不可欠であるが、触角によらず肢で雌に触れても捕捉以降の行動は正常に解発された。口鬚接触は雌が動くなどの外部刺激が雄に与えられたときに頻繁に観察され、本種のこの行動は他の昆虫で報告されている“雌を宥める行為”ではなく“雌の確認行為”と考えられた。

[雄配偶行動における感覚器の機能]

雄の触角、小顎鬚、下顎鬚及び附節を切除あるいは塩酸浸漬処理し、それらの器官上の感覚器の配偶行動における機能を検討した。Dashは触角処理により完全に消失し、Holding以降の各行動は小顎鬚、下顎鬚と附節が同時に処理されたとき消失あるいは攪乱された。触角だけがDash解発因子の受容器官であり、附節上の感覚器はHolding以降の行動の解発と持続に機能し、小顎鬚と下顎鬚の感覚器は附節感覚器に補助的に機能すると結論された。

[日齢及び後食の配偶行動への影響]

日齢と配偶行動の関係を給餌及び非給餌雌雄に関して調べた。給餌・非給餌雌は共に羽化4日齢後から雄の配偶行動を解発させたが、7日齢以前の雌は成熟雄による捕捉を拒否した。給餌雄は6日齢以降から雌への反応を示したが、非給餌雄は死に到るまで全く雌に反応しなかった。以上から雌由来の雄の配偶行動解発因子は摂食、性成熟に依存せずに雌に備わること、また雄の行動解発は羽化後の摂食に強く依存することが明らかにされた。

2 性フェロモンの存在

雄は雌死体に対しても正常な配偶行動を示したが、各行動の内のDashを引き起こす活性は死後約1週間で消失し、Holding以降の行動を引き起こす活性は1ヶ月残存した。雌虫体は有機溶媒で抽出すると完全に失活し、抽出物を塗布した人工基材(モデル)に対して、雄は雌に対するのと同様に配偶行動を示した。以上の結果から雄の配偶行動には雌からの化学刺激、すなわち接触性の性フェロモンが介在することが明らかになった。本種の性フェロモンは、前胸部に多く存在するDashを解発させる成分と全身に分布しHolding～Abdominal bending

を解発させる成分の混合物と考えられた。またこのフェロモン活性は雌よりも弱いものの雄の体にも存在した。

3 非化学的刺激の配偶行動への影響

雌の非化学的要因が雄行動に及ぼす影響を検討するため色、形態、大きさの異なるモデルを雄に与えて行動を観察した。

色は雄の行動にはほとんど影響を与えないが、モデルの形態・大きさは、フェロモンの存在下で配偶行動に重大な影響を与えることが明らかにされた。反応性の高いモデルの長さ・幅・高さは実際の雌の大きさの平均と一致した。特に高さは重要な要因であり、高さが4mm以上のモデルに対してのみ配偶行動が発された。また、様々な形態のモデル上で、雄の脚の位置が左右の前・中脚が互いに平行かつ対称的になるときのみ配偶行動は継続し、雄はMounting姿勢をとった。Abdominal bendingの際には、雄は交尾器の先端でモデル表面を探索し、モデルの'角'の形状を感知して腹端の雌モデル上での接点を決定すると考えられた。その後雌は腹端の位置にあわせて体軸の方向を修正するが、この動きにより脚の位置が不安定(平行かつ対称でない状態)になるとAbdominal bendingは中断され、雄はモデル上での旋回行動など異常行動を示した。以上の結果から雄は行動連鎖の各段階で雌の体の形態・大きさを認識して行動を制御することにより、雌上で適切な位置に定位し交尾に至るものと考えられた。

4 性フェロモンの分離及び分析

虫体を種々の有機溶媒で抽出して得られた抽出物の内、ヘキサン抽出物、エーテル抽出物には共に活性が認められた。得られた抽出物を酸性・中性及び塩基性画分に画分したところ、活性は中性画分にのみに存在した。また活性はシリカゲルカラムクロマトグラフィーではヘキサン、およびヘキサン：ジエチルエーテル(1:9)の両画分に認められ、本種の性フェロモンは構造極性の異なる少なくとも2種類以上の物質からなると考えられた。シリカゲルカラムクロマトグラフィーで分離、精製して得られた活性画分中の各成分をGC、GC-MSを用いて分析した結果、ヘキサン画分からは炭素数25~35の飽和炭化水素、モノエン炭化水素及びメチル側鎖を持つ飽和炭化水素が同定された。さらにエーテル画分由来のHPLC活性画分からはプレグネントリオールジオン、あるいはジオールジオンの一種と思われるステロイド化合物が検出された。

5 雌雄の相互関係

[配偶行動の日周期性]

本種の配偶行動は、野外・室内のいずれにおいても一日を通じて観察されたが、その頻度や内容は時刻により変化した。マウント雌雄数は日没頃多くなり、交尾雌雄数は夕方から夜半にかけて緩やかに増大した。さらに夜間、マウント相手の交代が頻繁におこることが明らかになった。雌雄双方の徘徊行動が日没頃から顕著に活発となり明け方まで継続し、これが雌雄の遭遇頻度を高め配偶行動の機会をもたらすと考えられた。次に、室内で雌抽出物を塗布した雌モデルを雄に与えて、雄の反応性の経時変化を調べたところ、雄の反応率は夕方か

ら夜間にかけて高く日中は低かった。雌雄の徘徊行動の活発化による遭遇頻度の増大と雄のフェロモンに対する反応性の上昇により配偶行動頻度の日周変化がもたらされると考えられた。

[雌雄の大きさと配偶戦略]

本種は体の大きさの変異が著しく、特に雄は体長の変異が大きいことが各地の採集個体群について明らかになった。生きた雌雄の絶対的及び相対的大きさの差異が配偶行動に及ぼす影響について、室内実験及び野外ケージ内での実験を行った。室内実験では小さい雄の方が大きい雄よりも雌に配偶行動をとる率が高く、小さな雄は高いフェロモン感受性を持っていた。一方、雌は小さい雄に交尾拒否行動をとる率が高いことが判明した。野外ケージ内では、雌が大きいほどマウント、交尾頻度、マウント当りの交尾率共に高くなった。雄のマウント頻度は大きさによらずほぼ一定であったが、交尾頻度、マウント当りの交尾率は大きい雄の方が高かった。雄は大きさにより配偶行動の戦略が異なることが示唆され、小さい雄は、雌への高い反応性によって繁殖における不利を補っているものと考えられた。

以上要するに、キボシカミキリの雄の同種雌認知、配偶行動解発・継続に関与する諸要因を解析し、雌性フェロモンによる行動制御及び非化学的な刺激要因による配偶行動の制御機構を明らかにし、フェロモン活性画分を分析・同定した。さらに雌雄の相互作用存在下での本種の配偶戦略に関して考察した。

謝 辞

本研究を行うにあたり終始御指導、御鞭撻を賜りました東京大学害虫学研究室池庄司敏明教授、ならびに田付貞洋助教授に深く感謝いたします。終始本研究を導き、本論文のまとめに際し御尽力下さいました同助手、本田 洋博士に深く御礼申し上げます。

また同研究室助手石川幸男博士には常に適切な助言を頂き、学生・研究生の皆様には、研究上の諸問題において多くの協力と励ましを頂きました。さらに桑苗木の入手、供試虫採取に便宜を計って下さいました東大農学部養蚕学研究室、及び農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所、高知、茨城県をはじめとする各県の蚕糸試験場の方々に心から感謝の意を表します。

引用文献（和文の部）

- 阿久津喜作（1985） センノカミキリの生態ならびに防除に関する研究． 東京都農試研報 18: 1-72.
- 阿久津喜作・窪木幹夫（1981） シロスジカミキリ成虫の行動． 応動昆 25: 156-161.
- 阿久津喜作・窪木幹夫（1983a） センノカミキリの配偶行動． 応動昆 27: 189-196.
- 阿久津喜作・窪木幹夫（1983b） センノカミキリの配偶行動の解析． 応動昆 27: 247-251.
- 江森 京（1976a） 人工飼料によるキボシカミキリ幼虫の無菌飼育． 蜜試研究 94: 24-31.
- 江森 京（1976b） キボシカミキリの発生に関する生態的研究． I. キボシカミキリの発育に及ぼす温度と日長の影響． 応動昆 20: 129-132.
- 江森 京（1978） 桑樹を加害するキボシカミキリ の人工（無菌）飼育法． 植物防疫 32: 294-299.
- 江森 京（1979） キボシカミキリの発生に関する生態的研究． II. 幼虫の蛹化に及ぼす温度と日長の影響． 応動昆 23: 170-172.
- 伊庭正樹（1963） キボシヒゲナガカミキリ *Psacotha hilaris* について． 蜜糸研究 47: 72-77.
- 伊庭正樹（1979） 桑の生葉によるキボシカミキリ幼虫の簡易飼育． 応動昆 23: 191-193.

- 伊庭正樹 (1980) キボシカミキリの生態学的研究。成虫の前胸背斑紋にみられる地理的差異。日蚕雑 49: 29-433
- 伊庭正樹 (1982a) キボシカミキリの後食活動と性成熟および産卵との関係。日蚕雑 51: 223-227.
- 伊庭正樹 (1982b) キボシカミキリ幼虫の齢期と頭幅との関係。日蚕雑 51: 239-240.
- 伊庭正樹 (1985) キボシカミキリの産卵に及ぼす温度の影響。日蚕雑 54: 169-170.
- 伊庭正樹・井上昭司・菊地 実 (1976) キボシカミキリの生態的研究。I. 成虫の発生消長にみられる地方的差異。日蚕雑 45: 156-160.
- 石々川英樹・密田 和彦・河上 清 (1988) 天敵糸状菌 *Beauveria tenella* によるキボシカミキリ防除試験。応動昆 32: 230-231.
- 岩淵喜久夫 (1986) カミキリムシのにおい。昆虫と自然 21(1): 7-11.
- 粕谷英一 (1990) 行動生態学入門。東京: 東海大学出版会, 316p.
- 河上 清・島根 考典 (1985) キボシカミキリの大量飼育用人工飼料の改善。日蚕雑 54: 315-320.
- 河上 清・島根 考典 (1986) 昆虫病原糸状菌 *Beauveria tenella* を利用したキボシカミキリの微生物的防除。日蚕雑 55: 227-234.
- 小島圭三・中村愼吾 (1986) 日本産カミキリムシ食樹総目録。広島: 比婆科学教育振興会, 336p.
- 窪木幹夫 (1987) ヒメハナカミキリ。東京: 文一総合出版, 171p.
- 横原 寛 (1986) カミキリムシ: 分布拡大と地理的変異。日本の昆虫: 侵略と攪乱の生態学。(桐谷 圭治 編), 東京: 東海大学出版会, pp.96-106.

太田ゆかり・金沢 始・東 政明・甲斐英則 (1991) キボシカミキリの血清タンパク質の精製と性質. 日本昆虫学会第51回大会・第35回日本応用動物昆虫学会(講要) p274.

島根孝典・河上 清 人工飼料によるキボシカミキリの大量累代飼育法. 蚕糸・昆虫農業技術研究所研究報告 第2号 別冊 112p.

杉江 元・玉木佳男 (1987) フェロモン. バイオ農薬・生育調節剤実験マニュアル. (岡田斉夫ら 編) 東京: L.I.C..

小野正人 (1988) オオスズメバチの配偶行動に関する研究. 玉川大学農学部研究報告 28: 97-142.

高橋正三 (1987) 昆虫の行動. 東京: 化学同人, 180p.

横井直人 (1989) キボシカミキリの配偶行動. 応動昆 33: 175-179.

横井直人・吉井太門 (1984) キボシカミキリに対する伐採桑株およびその揮発物質の誘引性. 日蚕雑 53: 263-364.

横井直人・吉井 太門 (1985) キボシカミキリに対するバラコート処理した桑樹の誘引性. 日蚕雑 54: 525-526.

横井直人・吉井 太門 (1987) 伐採桑株からの誘引物質に対するキボシカミキリの羽化後日数別反応. 日蚕雑 56: 527-528.

湯鳴 健 (1976) 昆虫のフェロモン. 東京: 東京大学出版会, 166p.

引用文献 (欧文の部)

- ALCOCK J. (1984) Long term maintenance of size variation in populations of Centris pallida (Hymenoptera: Anthophoridae). Evolution 38: 220-223.
- ALCOCK J., C. E. JONES and S. L. BUCHMANN (1977) Male mating strategies in the bee Centris pallida FOX (Hymenoptera: Anthophoridae). American Naturalist. 111: 145-55.
- ANTONY, C., T. L. DAVIS, D. A. CARLSON, and J. M. PECHINE (1985) Compared behavioral responses of male Dorosophila melanogaster(Canton S) to natural and synthetic aphrodisiacs. J. Chem. Ecol. 11: 1617-1629.
- BENTO, J. M. S., F. E. ALBINO, T. M. C. D. LUCIA and E. F. VILELA (1992) Field trapping of Migdolus fryanus WESTWOOD (Coleoptera: Cerambycidae) using natural sex pheromone. J. Chem. Ecol. 18: 245-251.
- von den BERGHE, E. P. (1988) Piracy as an alternative reproductive tactic for males. Nature 334: 697-698.
- BUSER, H.-R., H. ARN., P., GUERIN and S. RAUSCHER (1983) Determination of double bond position in mono-unsaturated acetates by mass spectrometry of dimethyl disulfide adducts. Anal. Chem. 55: 818-822.

- CARLSON, D. A., P. A. LANGLEY, and P. HUYTON (1978) Sex pheromone of the tsetse fly: isolation, identification, and synthesis of contact aphrodisiacs. Science 201: 750-752.
- DAI, H. and H. HONDA (1990) Sensilla on the antennal flagellum of the yellow spotted longicorn beetle, Psacotheta hilaris (PASCOE). Appl. Entomol. Zool. 25: 273-282.
- DALOZE, D. and J. M. PASTEELS (1979) Production of cardiac glycosides by chrysomelid beetles and larvae. J. Chem. Ecol. 5: 63-77.
- DETTNER, K. (1987) Chemosystematics and evolution of beetle chemical defenses. Ann. Rev. Entomol. 32: 17-48.
- von DOPPELREITER, H. (1979) Nachweis eines weiblichen Sexualpheromons beim Hausbockkafer (Hylotrupes bajulus [L.]). Z. ang. Ent. 88: 56-59.
- von ENDT, D. W., and J. W. WHEELER (1971) 1-Pentadecene production in Tribolium confusum. Science 172: 60-61.
- FAUZIAH, B. A., T. HIDAKA and K. TABATA (1987) The reproductive behavior of Monochamus alternatus HOPE (Coleoptera: Cerambycidae). Appl. Entomol. Zool. 22: 272-285.
- FAUZIAH, B. A., R. YAMAOKA, K. TABATA and T. HIDAKA (1988) The mating behavior of the red longhorn beetle, Purpuricenus temminckii GUERINMENEVILLE. Abst. 32th Ann. Cong. Jpn. Soc. Appl. Ent. Zool., p158.

FAUZIAH A., K. TABATA and HIDAKA T. (1991) The mating behavior of three longicorn beetles of Japan. Abstract of 22nd International Ethological Conference p136.

FAUZIAH, B. A., K. TABATA, K. ITO., S. TAKAHASHI and T. HIDAKA (1992) Mating behavior of the cryptomeria bark borer, Sematomus japonicus LACORDAIRE (Coleoptera: Cerambycidae). Appl. Entomol. Zool. 27: 19-30.

FUKAYA, M. and H. HONDA (1992) Reproductive systems of yellow-spotted longicorn beetle, Psacotha hilaris (PASCOE) I. Male mating behaviors and female sex pheromone. Appl. Entomol. Zool. 27: 89-97.

GALFORD, J. R. (1977) Evidence for a pheromone in the locust borer. Forest Service Research Note, USDA NE-240.

GOLDSMITH, S. K. (1987) The mating system and alternative reproductive behaviors of Dendrobias mandibularis (Coleoptera: Cerambycidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 20: 111-115

HAMILTON, W. D. (1979) Wingless and fighting males in fig wasps and other insects. In: M.S. BLUM and N. A. BULM (eds.) Sexual selection and reproductive competition in insects, pp. 167-220. Academic Press, New York.

HIDAKA, T. (1972) Biology of Hyphantria cunea DRURY (Lepidoptera: Arctidae) in Japan. XIV. Mating behavior. Appl. Entomol. Zool. 7: 116-132.

- HIDAKA, T. and K. YAMASHITA (1975) Wing color pattern as the releaser of mating behavior in the swallowtail butterfly (Lepidoptera: Papilionidae). Appl. Entomol. Zool. 10: 263-267.
- HOWARD, R. D. (1978) The evolution of mating strategies in bullfrogs, Rana catesbeiana. Evolution 32: 850-871.
- HOWARD, R. W., and G. L. BLOMQUIST (1982) Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. Ann. Rev. Entomol. 27: 149-172.
- HOWARD, R. W., C. A. McDANIEL, D. A. NELSON, G. J. BLOMQUIST and L. H. ZALCOW (1982) Cuticular hydrocarbons of their role as potential species- and caste-recognition cues. J. Chem. Ecol. 8: 1227-1239.
- HUYTON, P. M., P. A. LANGLEY and T. W. COATES (1980a) The role of sex pheromones in initiation of copulatory behaviour by male tsetse flies, Glossina morsitans morsitans. Physiol. Entomol. 5: 243-252.
- HUYTON, P. M., P. A. LANGLEY, D. A. CARLSON and M. SCHWARTZ (1980b) Specificity of contact sex pheromones in tsetse flies, Glossina spp. Physiol. Entomol. 5: 253-264.
- IWABUCHI, K. (1982) Mating behavior of Xylotrechus pyrrhoderus BATES (Coleoptera: Cerambycidae). I. Behavioral sequences and existence of the male sex pheromone. Appl. Entomol. Zool. 17: 494-500.

IWABUCHI, K. (1985) Mating behavior of Xylotrechus pyrrhoderus BATES (Coleoptera: Cerambycidae). II. Female recognition by male and the existence of a female sex pheromones. Appl. Entomol. Zool. 21: 416-423.

IWABUCHI, K. (1986) Mating behavior of Xylotrechus pyrrhoderus BATES (Coleoptera: Cerambycidae). III. Pheromone secretion by males. Appl. Entomol. Zool. 21: 606-612.

IWABUCHI, K., J. TAKAHASHI, Y. NAKAJIMA and T. SAKAI (1985) Electro-antennogram responses of grape borer Xylotrechus pyrrhoderus BATES (Coleoptera: Cerambycidae) to its male sex pheromone components. J. Chem. Ecol. 11: 819-828.

IWABUCHI, K., J. TAKAHASHI, Y. NAKAJIMA and T. SAKAI (1986) Behavioral responses of female grape borer Xylotrechus pyrrhoderus BATES (Coleoptera: Cerambycidae) to synthetic male sex pheromone component. Appl. Entomol. Zool. 21: 21-27.

IWABUCHI, K., J. TAKAHASHI and T. SAKAI (1987) Occurrence of 2,3-octanediol and 2-hydroxy-3-octanone, possible male sex pheromone in Xylotrechus chinensis CHEVROLAT (Coleoptera: Cerambycidae). Appl. Entomol. Zool. 22: 110-111.

JOHNSON, L. K. (1982) Sexual selection in a brentid weevil. Evolution 36: 251-262.

KIM, G. H., J. TAKABAYASHI, and S. TAKAHASHI (1991) Function of the sex pheromone in the mating behavior of the Japanese pine beetle. Abstract of 22nd International Ethological Conference. p61.

- KUBOKI, M., K. AKUTSU, A. SAKAI, A. and T. CHUMAN (1981)
Bioassay of the sex pheromones of the udo longicorn beetle,
Acalolepta luxiosa BATES (Coleoptera: Cerambycidae).
Appl. Entomol. Zool. 20: 88-89.
- KUWAHARA, Y., S. MATSUYAMA and T. SUZUKI (1987) Identification
of 2,3-octanediol, 2-hydroxy-3-octanone and 3-hydroxy-2-
octanone from male Xylotrechus chinensis CHEVROLAT as
possible sex pheromones. Appl. Entomol. Zool. 22: 25-28.
- LeBOEUF, B.J. (1974) Male-male competition and reproductive
success in elephant seals. Amer. Zool. 4: 163-176
- LINSLEY, E. G. (1959) Ecology of Cerambycidae. Ann. Rev.
Entomol. 4: 99-138.
- McLACHLAN, A. and R. NEEMS (1989) An alternative mating system
in small male insects. Ecol. Entomol. 14: 85-91.
- MARTIN, P. and P. BATESON (1990) Measuring behavior.
Cambridge: Cambridge University Press, 200p.
- MICHELSSEN, A. (1963) Observations on the sexual behavior of
some longicorn beetles, subfamily Lepturinae (Coleoptera:
Cerambycidae). Behaviour. 22: 152-166.
- MICHELSSEN, A. (1966) On the evolution of tactile stimulatory
actions in longhorned beetles (Coleoptera: Cerambycidae).
Z. f. Tierpsychol. 23: 257-266.

- MICHELSEN, A. (1966) The sexual behaviour of some longhorned beetles (Col., Cerambycidae). Entomologiske Meddelelser 34: 322-324.
- NELSON, D. R. (1978) Long chain methyl-branched hydrocarbons: occurrence, biosynthesis, and function. Adv. Insect Physiol. 13: 1-33.
- NISHIDA, R., T. SATO, Y. KUWAHARA, H. FUKAMI and S. ISHII (1976) Female sex pheromone of the German cockroach, Blattella germanica (L.) (Orthoptera: Blattellidae), responsible for male wing-raising. II. 29-Hydroxy-3,11-dimethyl-2-nonacosanone. J. Chem. Ecol. 2: 449-455.
- PARKER, G. A. (1984) 1. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: R. S. SMITH ed. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. pp. 1-60, Academic Press, San Diego.
- PASTELLS, J. M., J. C. BRAEKMAN, D. DALOZE and R. OTTINGER (1982) Chemical defense in chrysomelid larvae and adults. Tetrahedron 38: 1891-1897
- PESCHKE, K. (1978) The female sex pheromone of the staphylinid beetle, Aleochara curtura. J. Insect Physiol. 24: 197-200.
- PESCHKE, K. (1986) Development, sex specificity and site of pheromones in Aleochara curtura. J. Insect Physiol. 32: 687-693.

- PESCHKE, K. (1973) Cuticular hydrocarbons regulate mate recognition, male aggression, and female choice of the rove beetle, Aleochara curtura. J. Chem. Ecol. 13: 1993-2008.
- PESCHKE, K. and M. METZLER (1987) Cuticular hydrocarbons and sex pheromones of the rove beetle, Aleochara curtura. Insect Biochem. 17: 167-178.
- PETERSON, S. C. and T. D. FITZGERALD (1991) Chemoorientation of eastern tent caterpillars to trail pheromone, 5 - cholestane-3,24-dione. J. Chem. Ecol. 17: 1963-1972.
- ROGOFF, Wm. M., G. H. GRETY, M. JACOBSON and M. BEROZA (1983) Confirmation of (Z)-9-tricosene as a sex pheromone of the house fly. Ann. Entomol. Soc. Am. 66: 39-741.
- SAKAI, T., Y. NAGAOKA, T. TAKAHASHI, and K. IWABUCHI. (1984) Isolation and identification of the male sex pheromone of the grape borer. Chem. Lett. 267-264.
- SCHAL C., R. E. CHARLTON and R. T. CARDE. (1987) Temporal patterns of sex pheromone titers and release rates in Holomerina lamae. (Lepidoptera Arctidae). J. Chem. Ecol. 13: 1115-1129.
- SCHILDKNECHT, H. (1971) Evolutionary peaks in the defensive chemistry of insects. Endeavour 30: 136-141.

- SHIBATA, E. (1987) Oviposition schedules, survivorship curves, and mortality factors within trees of two cerambycid beetles (Coleoptera: Cerambycidae), The Japanese pine sawyer, Monochamus alternatus HOPE and sugi barker borer, Sematonus Japonicus Lacordaire. Res. Popul. Ecol. 29: 347-367.
- SHINTANI, Y., Y. ISHIKAWA and H. HONDA (1992) Geographic variation in esterase isozymes of the yellow spotted longicorn beetle, Psacotha hilaris (PASCOE). Appl. Entomol. Zool. 27: 57-64.
- SHOREY, H. H. and L. K. GASTON (1970) Sex pheromones of noctuid moths. XX. Short-range visual orientation by pheromone-stimulated males of Trichoplusia ni. Ann. Entomol. Soc. Am. 63: 829-832.
- SONNET P. E., E. C. UEBEL, W. R. LUSBY, M. SCHWARTZ and R. W. MILLER (1979) Sex pheromone of the stable fly: identification, synthesis, and evaluation of alkenes from female stable flies. J. Chem. Ecol. 5: 35-361.
- TANAKA, K., K. OHSAWA, H. HONDA and I. YAMAMOTO (1981) Copulation release pheromone, erectine from the azuki bean weevil (Callosobruchus chinensis L.). J. Pesticide Sci. 6: 65-82.
- THORNHILL, R. and J. ALCOCK (1983) The evolution of insect mating systems. Cambridge, Massachusetts and London: Harvard University Press, 547p.

- UEBEL, E. C., M. SCHWARTZ, R. E. MENZER and R. W. MILLER
(1978a) Mating stimulant pheromone and lipid constituents
of Fannia pusio (WIEDEMANN) (Diptera: Muscidae). J.
Chem Ecol. 4: 73-82.
- UEBEL, E. C., M. SCHWARTZ, R. W. MILLER and R. E. MENZER (1978b)
Mating stimulant pheromone and cuticular lipid constituents
of Fannia femoralis (STEIN)(Diptera: Muscidae). J. Chem.
Ecol. 4: 83-93.
- UEBEL, E. C., P. E. SONNET, R. W. MILLER and B. MORTON (1975)
Sex pheromone of the face fly, Musca autumnalis DE GEER
(Diptera: Muscidae). J. Chem. Ecol. 1: 195-202.
- UEBEL, E. C., M. SCHWARTZ, R. E. MENZER and R. W. MILLER (1978a)
Mating stimulant pheromone and cuticular lipid constituents
of Fannia pusio (WIEDEMANN) (Diptera: Muscidae). J.
Chem. Ecol. 4: 73-81.
- UEBEL, E. C., M. SCHWARTZ, R. W. MILLER and R. E. MENZER (1978b)
Mating stimulant pheromone and cuticular lipid constituents
of Fannia femoralis (Stein) (Diptera: Muscidae). J.
Chem. Ecol. 4: 83-93.
- UEBEL, E. C., P. E. SONNET, R. E. MENZER, R. W. MILLER and W. R.
LUSBY (1977) Mating stimulant pheromone and cuticular lipid
constituents of the little house fly, Fannia canicularis
(L.). J. Chem. Ecol. 3: 269-278.

- UEBEL, E. C., P. E. SONNET, R. W. MILLER and M. BEROZA (1975) Sex pheromone of the face fly, Musca autumnalis De Geer (Diptera: Muscidae). J. Chem. Ecol. 1: 195-202.
- WALL, R. (1989) The roles of vision and olfaction in mate location by males of the tsetse fly Glossina morsitans morsitans. Med. Vet. Entomol. 3: 147-152.
- WANG, Q., J. S. LI, W. Y. ZENG and X. M. YIN (1991) Sex recognition by males and evidence for a female sex pheromone in Paraglenea fortunei (Coleoptera: Cerambycidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 84: 107-110.
- WARD, J. P. (1981) Mating behaviour and the mechanism of male orientation in the anobidid bread beetle, Stegobium paniseum. Physiol. Entomol. 6: 213-217.
- WATANABE M, and M. TAGUCHI (1991) Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, Mnais pruinosa costaris SELYS (ODONATA: CALOPTERYGIDAE). Abstract of 22nd International Ethological Conference. p73.
- YOKOI, N. (1990) The sperm removal behavior of the yellow spotted longicorn beetle Psacotha hilaris (Coleoptera: Cerambycidae). Appl. Entomol Zool. 25: 383-388.



